



**Le potentiel de compétition apparente entre l'orignal
(*Alces alces*) et le caribou forestier (*Rangifer tarandus
caribou*) varie le long d'un gradient latitudinal**

Mémoire

Caroline Gagné

Maîtrise en biologie
Maître ès sciences (M.Sc.)

Québec, Canada

© Caroline Gagné, 2014

RÉSUMÉ

À la suite d'une coupe forestière, les parterres en régénération peuvent subir un enfeuillage favorable à l'orignal. L'accroissement des populations de loups qui s'en suit affecte alors les populations du caribou forestier. Ce projet vise à évaluer si la contribution de la coupe forestière à cette compétition apparente varie selon un gradient latitudinal. Nous avons modélisé la sélection d'habitat d'orignaux, de loups et de caribous. Après la prise en compte de l'âge de la coupe, l'enfeuillage des parterres diminuait avec la latitude. La sélection des parterres de coupe par les orignaux et les loups augmentait en fonction de leur enfeuillage. Les caribous évitaient les coupes, particulièrement celles riches en feuillus. La cooccurrence de l'orignal et du loup dans les coupes augmente donc en fonction de l'enfeuillage. Ainsi, la contribution de la coupe forestière à la compétition apparente dans le système orignal-loup-caribou devrait diminuer vers le nord de la forêt boréale.

ABSTRACT

Moose benefit from deciduous vegetation that becomes increasingly available during the regeneration of logged forests. This numerical response of moose populations can lead to an increase in gray wolf abundance, which impacts forest-dwelling caribou populations. This study evaluates if the contribution of logging to such apparent competition could vary along the latitudinal axis. We modelled habitat selection behaviour of moose, wolves and caribous monitored by telemetry. After controlling for time since harvest, deciduous vegetation availability decreased with increasing latitude. Moose and wolves avoided cutovers with low deciduous vegetation availability, while they selected harvested stands with high deciduous vegetation availability. Caribou avoided cutovers, and their avoidance increased with the level of deciduous regeneration. The co-occurrence between moose and wolves in cutovers increased with deciduous vegetation availability. Therefore, the contribution of logging to the apparent competition in the moose-wolf-caribou system should be stronger in southern than in northern boreal forest.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	iii
ABSTRACT	v
TABLE DES MATIÈRES	vii
LISTE DES TABLEAUX	ix
LISTE DES FIGURES	xi
REMERCIEMENTS.....	xiii
AVANT-PROPOS	xv
INTRODUCTION	1
Les gradients géographiques	1
Les perturbations anthropiques	2
Le caribou forestier comme sujet d'étude	4
Objectif de l'étude	7
Approche empirique	8
CHAPITRE PRINCIPAL	9
Résumé	10
Abstract	12
Introduction	14
Methodology	16
Results	21
Discussion	28
Acknowledgements	31
References	31
CONCLUSION GÉNÉRALE	35
Perspectives	40
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE.....	41

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Parameter estimates of a generalized linear model characterizing the influence of time since harvest and latitude on the weighted mean Enhanced Vegetation Index of cutovers in the boreal forest of the Côte-Nord region, Québec, Canada. For each covariate, model coefficients (β), standard errors (SE) and <i>P</i> -values are presented. ...	23
Table 2. Parameter estimates of the top-ranking Resource Selection Functions describing the annual habitat selection by 15 moose, 11 wolves and 37 forest-dwelling caribou that were monitored with GPS collars in Québec's boreal forest, Canada. Each of the model covariates is presented with their selection coefficients ($\beta \pm SE$).	25
Table 3. Pourcentage de chaque milieu composant les trois régions (Nord : 5763481 à 5858391 ; Milieu : 5499818 à 5763481 ; Sud : 5312850 à 5499818) dans l'aire d'étude selon, ainsi que le pourcentage d'utilisation de chacun des milieux par l'orignal, le loup gris et le caribou forestier.	38

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Location of the study area within the Côte-Nord region of Québec's boreal forest, Canada (red line). White line delimits the area where radio-collared moose, wolves and caribou were tracked. Three reference points of the latitudinal gradient (South: 5352900 UTM; Middle: 5556575 UTM; North: 5760253 UTM) are represented as reference for some of the analyses and results reported. 17
- Figure 2. Observed percentage cover of deciduous vegetation available in harvested forest stands (250 m x 250 m, corresponding to the actual size of an EVI pixel, see Methods) in relation to Enhanced Vegetation Index (EVI) in the boreal forest of Québec, Canada. Filled circles represent raw values. Grey lines represent the 95% confidence intervals. 22
- Figure 3. The influence of time since harvest and latitude on the weighted mean Enhanced Vegetation Index (EVI) of cutovers in the boreal forest of the Côte-Nord region, Québec, Canada. The South region corresponds to the first quartile of latitudes; the Middle region to the second and third quartile while the North region corresponds to the fourth quartile of the 139,725 cutovers studied. Filled coloured diamonds are mean values of each 10-year class of every region. Lines represent the predicted relationships from generalised linear models between EVI and time since harvest, for stands from different latitudes (South: 5,419,517 UTM; Middle: 5,527,884 UTM; North: 5,619,927 UTM, see Figure 1). 24
- Figure 4: Variation in the relative probability of occurrence in 10 land cover types, as a function of the Enhanced Vegetation Index (EVI), a proxy for the availability of deciduous vegetation, for A) moose, B) wolf and C) caribou in the boreal forest of the Côte-Nord region, Québec, Canada. 27
- Figure 5: Variation in the relative probability of co-occurrence in 10 land cover types, as a function of the Enhanced Vegetation Index (EVI), a proxy for the availability of deciduous vegetation, for A) moose and wolves, and B) caribou and wolves in the

boreal forest of the Côte-Nord region, Québec, Canada.....28

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier mon directeur de recherche, Daniel Fortin, de m'avoir offert un projet aussi intéressant. Ton soutien et ta patience m'ont permis de mener à terme ce projet ayant des implications directes sur la conservation du caribou forestier. Ton dévouement pour la recherche de qualité et ton désir de toujours repousser les barrières établies sont contagieux.

J'aimerais aussi remercier Julien Mainguy, mon codirecteur. Tu as toujours été là pour m'appuyer et m'apporter de nouvelles perspectives malgré le fait que tu attaquais un nouvel emploi chargé au Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. Ton aide précieuse durant le court mais intense séjour de terrain a été très appréciée.

Un gros merci à Philippe Goulet qui m'a aidé à obtenir et démêler toutes les notions de foresterie qui m'étaient complètement inconnues. Je ne crois pas que Julien et moi aurions réussi à terminer cette semaine de terrain sans ta présence et tes conseils de forestier. Merci aussi à Pierre Racine pour son aide avec PostGIS, un logiciel très utile mais un peu complexe pour des débutants en informatique comme moi. Tu as toujours pris le temps pour que je comprenne bien ce que je faisais au lieu de seulement m'envoyer des codes à rouler.

Cette expérience aux études supérieures n'aurait certainement pas été la même sans la présence de mes collègues de laboratoire : Chrystel Losier, Jerod Merkle, Marie Sigaud, Hélène Le Borgne, Orphé Bichet, Olivia Tardy, Julie Martineau, Angélique Dupuch, Tom Mason et Florian Barnier. Un merci tout particulier à Chrystel dont le projet a pavé la voie au mien et qui a répondu avec patience à mes milliers de questions. Merci à Jerod pour ton aide avec R et tes nombreux commentaires. Merci à toi et Marie de m'avoir aussi bien accueilli dans votre bureau et de m'avoir intégré à vos conversations de bisons. Un gros merci à Julie avec qui j'ai vécu cette expérience du début à la fin, pour tes nombreux encouragements dans les moments les plus durs et ton enthousiasme sans fin lors des réussites. Finalement, un grand merci à vous tous pour les nombreux moments partagés que

ce soit autour de notre lunch ou d'une bière bien méritée!

Merci à Jean-Pierre Tremblay et à David Pothier pour leurs conseils suite à la lecture de mon proposé. Aussi, un grand merci à Steeve Côté et encore une fois à David Pothier pour leurs commentaires suite à l'évaluation de mon mémoire.

Finalement, un très grand merci à ma famille et mes amis à Montréal qui ont su faire la différence pendant mes absences. Merci à ma petite sœur, MJ, qui m'a toujours poussé à continuer malgré les difficultés et qui en sait maintenant autant que moi sur le caribou, le loup et l'orignal à force de lire et relire mes différentes épreuves. Merci à ma grande sœur et mes parents pour leurs encouragements à toujours aller plus loin. Merci papa d'avoir transmis à tes filles ton amour pour les animaux et la nature. Un très gros merci à Nathalie et Richard qui ont pris soin de mes chevaux à Montréal pendant la semaine alors que j'étais à Québec. Sans vous, je n'aurais pu dormir aussi tranquillement alors que j'étais à 3 h de mes trois petits monstres. Merci à toi maman de t'être occupée de Brette et d'avoir inclus Goliath dans ta routine (même si tu le trouvais très impressionnant).

AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise vise à évaluer si la contribution de la coupe forestière à la compétition apparente affectant le caribou forestier varie le long d'un axe latitudinal. Il contient trois parties : une introduction générale, un chapitre principal présenté sous forme d'article scientifique en anglais et une conclusion générale. Le chapitre principal a été rédigé en collaboration avec les personnes suivantes : mon directeur de recherche, le D^r Daniel Fortin, professeur au département de biologie de l'Université Laval et le D^r Julien Mainguy, biologiste au Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. Étant donné mon engagement à chacune des étapes du projet, je suis la première auteure de l'article.

INTRODUCTION

Les gradients géographiques

Les gradients géographiques décrivant la variation spatiale de la disponibilité de la végétation sont des facteurs importants à considérer lors de l'étude de processus biologiques (Connell *et al.*, 1964). Par exemple, sur le territoire européen, il a été démontré que l'abondance de chevreuils (*Capreolus capreolus*) fluctue selon un gradient longitudinal en corrélation avec la productivité du couvert de végétation (Melis *et al.*, 2009). La densité des populations de chevreuils décline d'ouest en est passant de 5380 individus/100 km² à 11 individus/100 km². Les gradients géographiques de productivité d'un système donné peuvent aussi influencer le comportement de certaines espèces. En effet, Singh *et al.* (2012) ont démontré qu'en Fennoscandinavie, les déplacements des orignaux (*Alces alces*) étaient influencés par un gradient latitudinal ; les orignaux retrouvés au nord ont tendance à migrer annuellement étant donné le manque de ressources alimentaires alors que les orignaux retrouvés plus au sud, où le milieu est plus productif et le climat plus doux, choisissent un mode de vie plutôt sédentaire. Les gradients géographiques de disponibilité de la végétation peuvent donc affecter l'abondance et les comportements de quête alimentaire de différentes espèces, notamment chez les herbivores.

Les interactions trophiques, particulièrement celles liées à la prédation, peuvent aussi être influencées par les gradients géographiques de disponibilité de la végétation. Un exemple classique de cet effet est la variation de l'amplitude des cycles d'abondances de campagnols des champs (*Microtus agrestis*), étudiée par Hanski *et al.* (2001) en Fennoscandinavie. Au nord, les prédateurs spécialistes concentrent leurs efforts de recherche de nourriture sur ces petits rongeurs, exacerbant l'amplitude de leurs cycles d'abondance. Alors qu'au sud, où la végétation est plus productive, les prédateurs sont plus généralistes – en majeure partie due à la présence de proies alternatives – ce qui diminue la cyclicité des abondances de petits rongeurs (Turchin *et al.*, 1997). La variation liée à la disponibilité des végétaux le long de l'axe latitudinal peut donc avoir un impact sur les relations trophiques.

Les perturbations anthropiques

Certaines perturbations anthropiques peuvent toutefois altérer ces comportements en modifiant le patron de répartition des espèces. La modification des habitats par l'Homme constituera d'ailleurs probablement le phénomène ayant le plus de répercussions sur la biodiversité d'ici 2100 (Pimm *et al.*, 2000; Sala *et al.*, 2000). Sur la planète, plus de 40 % de la superficie des prairies, des forêts et des tourbières auraient déjà été transformées en zones agricoles ou urbaines au cours des derniers siècles en réaction aux besoins croissants des humains (Chapin III *et al.*, 2000). Par ailleurs, Stohlgren *et al.* (2005) ont démontré que les variables anthropiques, telle que la densité de population humaine, étaient des facteurs importants à considérer pour décrire la diversité et la répartition des espèces de plantes vasculaires aux États-Unis. Alors qu'aucune corrélation entre la diversité des plantes vasculaires et le gradient latitudinal n'a été trouvée, il existait une forte corrélation positive entre la densité des espèces et celle de la population humaine. L'accroissement de la population humaine et l'augmentation de la modification des habitats ont donc modifié le gradient latitudinal originel de répartition de la diversité des espèces.

Ces modifications de l'habitat peuvent influencer la répartition des espèces de plusieurs façons. Tout d'abord, les conditions environnementales peuvent devenir inadéquates pour certaines espèces après la modification des caractéristiques du paysage. Par exemple, le tigre de l'Asie (*Panthera tigris*) est en voie d'extinction et a disparu de plusieurs territoires, dont l'île de Bali (IUCN, 2011). Son extinction sur l'île de Bali est attribuable en bonne partie à la transformation de son habitat de prédilection, la forêt tropicale, en zone agricole (Seidensticker, 1986). Toutefois, ces modifications sont parfois profitables pour d'autres espèces qui occupent par la suite ces milieux modifiés. Ainsi, dans un tout autre habitat, les populations de bernaches du Canada (*Branta canadensis*) sont nombreuses au printemps dans le sud du Québec où elles profitent des zones agricoles pour se nourrir de céréales et de graminées (Giroux *et al.*, 1996), alors qu'auparavant celles-ci n'avaient pas accès à cet apport de nourriture d'origine anthropique. Les modifications apportées à l'habitat par l'homme peuvent donc générer des impacts positifs ou négatifs selon les besoins de l'espèce considérée.

En plus de modifier l'utilisation de l'espace et la répartition des espèces, les perturbations anthropiques peuvent aussi modifier les interactions trophiques. Tout d'abord, les perturbations anthropiques peuvent avoir des effets sur les interactions trophiques directes comme dans le cas du retrait d'un prédateur dans un écosystème. Par exemple, Dulvy *et al.* (2004) ont démontré qu'en retirant les poissons prédateurs, les perturbations anthropiques ont enclenché la prolifération de leurs proies principales, les étoiles de mer, dans les îles océaniques de Fidji. Les perturbations peuvent également avoir un impact sur les interactions trophiques indirectes, comme la compétition apparente. La compétition apparente est caractérisée par un système où deux proies n'interagissent pas pour l'accès aux ressources disponibles, mais partagent un prédateur commun (Holt, 1984). Lorsque la population de l'une des deux espèces de proies subit un accroissement, cela génère souvent une augmentation de la population de prédateurs, ce qui peut avoir un impact sur la population de la seconde proie. À titre d'exemple, il existe plusieurs insectes phytophages dont les populations ne sont pas régulées par la disponibilité des ressources nutritives, mais plutôt par des prédateurs communs, les guêpes parasitoïdes (*Hymenoptera* sp.) (Holt *et al.*, 1993).

Plusieurs études ont démontré que les perturbations anthropiques pouvaient avoir des conséquences indirectes sur les réseaux trophiques à travers la compétition apparente. Par exemple, à la suite de l'introduction du sanglier (*Sus scrofa*), les îles californiennes Channel ont connu un accroissement des populations d'aigles royaux (*Aquila chrysaetos*) ce qui a causé le déclin du renard gris insulaire (*Urocyon littoralis*) (Roemer *et al.*, 2001). Bryant *et al.* (2005) ont également démontré que le phénomène de compétition apparente affectant la marmotte de l'île de Vancouver (*Marmota vancouverensis*) avait été déclenché par la coupe forestière en augmentant les populations de cerfs à queue noire (*Odocoileus hemionus columbianus*) ainsi que les populations de leurs prédateurs communs, le loup gris et le cougar (*Puma concolor*). Aussi, les populations de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) du sud de la Colombie-Britannique semblent avoir été favorisées par la transformation des habitats forestiers en champs agricoles, ce qui a occasionné une augmentation des populations du prédateur présent, le cougar, et une diminution de la présence du cerf mulet (*Odocoileus hemionus*), une proie alternative (Robinson *et al.*, 2002).

Plusieurs études se sont penchées sur la présence d'un gradient géographique de la disponibilité de la végétation ayant une influence sur la démographie ou l'utilisation de l'habitat d'une espèce (Melis et al., 2009; Singh et al., 2012) ainsi que les effets des perturbations anthropiques sur les interactions trophiques directes ou indirectes (Hebblewhite *et al.*, 2005; Dulvy et al., 2004), mais peu se sont penchées sur l'effet multiplicatif de ces deux facteurs. Cette étude vise à évaluer si les conséquences des perturbations anthropiques affectant une interaction trophique indirecte varient le long d'un gradient géographique. Pour ce faire, nous avons utilisé un exemple classique de compétition apparente exacerbée par une perturbation anthropique, soit le cas du caribou forestier et de la coupe forestière ; ainsi que la variation de l'influence de celle-ci le long d'un gradient latitudinal de disponibilité en végétation décidue.

Le caribou forestier comme sujet d'étude

Le caribou des bois, d'écotype forestier, est considéré comme une espèce menacée au Canada (COSEWIC, 2011) et comme une espèce vulnérable au Québec (MRNF, 2005). Il habite la forêt boréale canadienne où ses populations sont en déclin (Courtois *et al.*, 2003; Hervieux *et al.*, 2013). Il est fortement associé à des forêts de conifères en fin de succession (forêts matures) où le lichen est leur principale source de nourriture (Courtois *et al.*, 2008; Hébert *et al.*, 2013; Rominger *et al.*, 1996). Leur domaine vital est souvent constitué de lacs et de tourbières qui servent de refuge à la prédation en hiver (Rettie *et al.*, 2000; Fortin *et al.*, 2008). Il s'agit d'une espèce avec un faible taux de recrutement (Bergerud, 1974) et une sensibilité marquée aux modifications environnementales, ce qui en fait une espèce modèle pertinente pour étudier l'impact des coupes forestières sur ses relations avec son environnement et les autres espèces qui s'y retrouvent.

La coupe forestière semble être étroitement associée au retrait du caribou forestier vers le nord (Courtois et al., 2008; Schaefer, 2003). La sensibilité du caribou forestier à la présence de coupes dans son habitat est un phénomène bien connu (Vors *et al.*, 2007). Celui-ci évite généralement les milieux en régénération et en intègre ainsi une très faible proportion dans son domaine vital (Hins *et al.*, 2009; Beauchesne *et al.*, 2013; Courtois et al., 2008; Dyer *et al.*, 2001). La coupe forestière diminue drastiquement la disponibilité

d'une des ressources primordiales du caribou, le lichen arboricole, en plus d'avoir possiblement des effets négatifs à long terme sur la présence de lichens terricoles (Courtois et al., 2008). Les individus des populations comprises dans des milieux perturbés ont tendance à augmenter la superficie de leur domaine vital et à diminuer leur fidélité à ce domaine (Courtois et al., 2007; Faille et al., 2010). La présence de milieux en régénération dans leurs domaines vitaux augmenterait d'ailleurs le risque de mortalité (Dussault et al., 2012; Wittmer et al., 2007). L'une des principales causes de l'impact de la coupe forestière sur la répartition du caribou serait liée à l'augmentation de la pression de prédation que la coupe forestière génère en forêt boréale (Seip, 1992; Bergerud, 1974).

Cette pression de prédation amenée par la compétition apparente entre le caribou et l'orignal via le loup serait engendrée par l'enfeuillement des parterres de coupe forestière. L'enfeuillement est un phénomène résultant d'une baisse significative du nombre de conifères présents dans un secteur donné à la suite d'une coupe forestière, ce qui entraîne une augmentation des espèces feuillues intolérantes à l'ombre comme le bouleau à papier (*Betula papyrifera*) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), soient des ressources alimentaires de prédilection pour l'orignal (Boucher et al., 2009; Laquerre et al., 2009; Potvin et al., 2004). Une plus grande richesse est aussi observée dans la strate arbustive, représentée par plusieurs espèces comme l'érable à épis (*Acer spicatum*), l'aulne (*Alnus sp.*), l'amélanchier (*Amelanchier sp.*), le saule (*Salix sp.*) et le sorbier américain (*Sorbus americana*) (Hart et al., 2008; Dussart et al., 2002; Reich et al., 2001). De plus, les communautés végétales diffèrent toujours de celles des forêts matures plus de trente ans après la perturbation (McRae et al., 2001; Elson et al., 2007; Boan et al., 2011).

L'enfeuillement des parterres de coupe peut différer selon la latitude à laquelle ces parcelles se retrouvent. Par exemple, le peuplier faux-tremble et le bouleau à papier se retrouvent surtout sous forme arbustive lorsque la latitude augmente (Jobidon, 1994). Parallèlement, Huang et al. (2010) ont démontré que la température pouvait influencer la croissance radiale de ces deux mêmes espèces à différentes latitudes. La productivité du peuplier faux-tremble diminue aussi avec l'augmentation de la latitude (Lapointe-Garant et al., 2010). Toutefois, peu d'études se sont penchées sur l'effet des gradients géographiques sur l'enfeuillement général des parterres de coupe. Ces différences de régénération des

peuplements forestiers dues à la latitude sont importantes à considérer. C'est cette régénération qui sera le moteur de la compétition apparente entre le caribou et l'orignal en forêt boréale puisque c'est l'enfeuillage des parterres de coupe qui attire l'orignal dans ce milieu.

Les milieux ayant subi un enfeuillage à la suite d'une coupe forestière deviennent particulièrement riches en nourriture pour l'orignal (Serrouya *et al.*, 2011; Bjørneraas *et al.*, 2011; Crête, 1977; Bowman *et al.*, 2010), ce qui peut amener une augmentation des populations d'originaux dans le milieu (Potvin *et al.*, 2005). Dans les secteurs coupés, les originaux favorisent les milieux riches en régénération où le couvert latéral est élevé et le brout feuillu abondant (Courtois *et al.*, 1998; Potvin *et al.*, 2004). De plus, les originaux semblent profiter des bordures entre deux habitats distincts qui sont disponibles à la suite d'une coupe forestière (Courtois *et al.*, 2002). Ainsi, ils utilisent généralement les parterres de coupe enfeuillés comme parcelles de nourriture et le couvert forestier des forêts matures environnantes comme couvert protecteur (Crête, 1977). Finalement, il a été démontré que des facteurs abiotiques de l'habitat, comme la latitude et le climat, peuvent aussi influencer la présence et la condition physique des originaux par leurs effets sur la disponibilité en nourriture (Mansson *et al.*, 2012; Dou *et al.*, 2013; Saether, 1985). Ainsi, les facteurs influençant l'enfeuillage des parterres de coupe pourraient avoir des effets directs sur la sélection d'habitat de l'orignal.

Les loups sont au sommet du réseau trophique de la forêt boréale et régulent les populations de plusieurs herbivores (Messier, 1994). L'orignal étant généralement la proie privilégiée des loups (Courbin, 2013; Bergerud *et al.*, 1986), les populations de ces derniers augmentent habituellement à la suite d'une hausse des populations d'originaux dans un secteur donné (Messier, 1985). Les loups sont reconnus pour utiliser les routes et chemins forestiers, qui sont souvent nombreux près des parterres de coupe, afin de faciliter leurs déplacements et ainsi améliorer leur efficacité de prédation (James *et al.*, 2000). Ils sélectionnent donc les milieux coupés, où la nourriture de leur proie privilégiée sera abondante et leurs déplacements facilités (Neufeld, 2006; Bowman *et al.*, 2010). Étant donné qu'ils sélectionnent les milieux privilégiés où l'orignal devrait être présent, la sélection d'habitat du loup devrait s'ajuster à celle de l'orignal pour maximiser ses chances

de rencontre avec sa proie principale et ainsi être corrélée à l'ampleur de l'enfeuillage des parterres de coupe.

Plusieurs études se sont concentrées sur les conséquences de la compétition apparente, déclenchée par la coupe forestière, sur la survie du caribou forestier en forêt boréale (Latham *et al.*, 2013; James *et al.*, 2000; Neufeld, 2006). En effet, la présence de coupe forestière rend la séparation spatiale entre le caribou et l'orignal de plus en plus difficile à obtenir, en augmentant la proportion de jeunes forêts au sein de l'habitat du caribou forestier (Peters *et al.*, 2013; James *et al.*, 2004). La sélection des parterres de coupe forestière par l'orignal et le loup (Neufeld, 2006; Serrouya *et al.*, 2011) ainsi que l'évitement du caribou forestier des milieux fréquentés par l'orignal (James *et al.*, 2004) sont des phénomènes bien connus. Toutefois, il existe peu d'informations sur les changements possibles de ces relations le long d'un axe latitudinal. Notre étude est basée sur l'hypothèse que la contribution de la coupe forestière à l'interaction trophique indirecte qu'est la compétition apparente varie selon un gradient latitudinal, et ce, à travers des différences au niveau de l'enfeuillage des parterres de coupe. Ainsi, nous nous attendons à ce qu'un degré d'enfeuillage moindre au nord soit moins propice à l'utilisation des parterres de coupe par l'orignal, ce qui devrait diminuer le potentiel de compétition apparente à des latitudes plus élevées.

Objectif de l'étude

Cette étude vise à évaluer si la contribution de la coupe forestière au phénomène de compétition apparente entre l'orignal et le caribou forestier varie selon un gradient latitudinal. Je vais d'abord évaluer si l'enfeuillage des parterres de coupes est influencé par un gradient latitudinal. Puis, je vérifierai si ces différences potentielles d'enfeuillage des parterres de coupe entraînent une différence comportementale de la sélection de ces milieux pour l'orignal, le loup et le caribou forestier. La sélection de l'orignal pour des milieux à haute régénération en feuillus à l'intérieur des coupes (Potvin *et al.*, 2004) laisse penser que ceux-ci sélectionneront plus fortement les coupes les plus enfeuillées. Parallèlement, en forêt boréale, les loups ont tendance à avoir un plus grand chevauchement spatial avec l'orignal (Basille *et al.*, 2012), ce qui nous amène à penser que ceux-ci

ajusteront leur sélection de l'habitat en fonction des milieux privilégiés par les orignaux. Finalement, selon la théorie de la ségrégation spatiale (James et al., 2004; Peters et al., 2013), les caribous forestiers devraient éviter plus fortement les milieux sélectionnés par les orignaux, dont les parcelles de coupe forestière avec une grande régénération en feuillus.

Approche empirique

L'Indice de Végétation Amélioré (*Enhanced Vegetation Index*, EVI) a été utilisé pour estimer l'enfeuillage général des parcelles de coupes. Une évaluation de la relation entre le degré d'enfeuillage d'un parterre de coupe et la valeur d'EVI qui lui est associé a également été réalisée par des observations directes sur le terrain dans un souci de validation. Puis, nous avons évalué l'impact de la latitude et du temps écoulé depuis la coupe sur la moyenne pondérée de l'EVI de 139 725 parterres de coupe. Nous avons également utilisé une base de données provenant du suivi télémétrique d'un total de 15 orignaux, 11 loups et 37 caribous équipés de colliers GPS afin d'étudier leur sélection de l'habitat, notamment en lien avec l'enfeuillage des parterres de coupe. Pour ce faire, la sélection de l'habitat des trois espèces a été modélisée à l'aide de Fonctions de Sélection des Ressources (*Resource Selection Function*, RSF). En comparant les caractéristiques des milieux utilisés avec celles des milieux disponibles, les RSF nous permettent de quantifier la sélection d'habitat des individus pour chacune des espèces suivies (Manly *et al.*, 2002). Les milieux disponibles ont été décrits en projetant des points aléatoires à l'intérieur du polygone minimal convexe 100 % (MCP) de chaque individu pour les caribous et les orignaux, et à l'intérieur du MCP 100 % de la meute pour les loups. L'influence de l'enfeuillage des parterres de coupe sur leur sélection par les trois espèces a été déterminée grâce à l'ajout d'une interaction entre la sélection des parterres de coupe et l'EVI pour chaque point GPS considéré. Finalement, la cooccurrence entre espèces a été évaluée en fonction de l'enfeuillage des parterres de coupe.

CHAPITRE PRINCIPAL

The potential for human-induced apparent competition between forest-dwelling caribou and moose in the boreal forest varies along a latitudinal gradient

Caroline Gagné¹, Julien Mainguy² and Daniel Fortin¹

¹Chaire de Recherche Industrielle CRSNG, Université Laval en Sylviculture et Faune, Département de biologie, Université Laval, Québec, QC, G1V 0A6, Canada.

²Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction générale de l'expertise sur la faune terrestre et ses habitats, Direction de la faune terrestre et de l'avifaune, 880 chemin Sainte-Foy, Québec, QC, G1S 4X4, Canada.

Résumé

Une proie peut avoir un impact sur une autre espèce de proie à travers un prédateur commun. Cette compétition apparente peut être engendrée par des activités humaines, et tout dépendamment de leur force, peut générer la disparition locale d'une espèce de proie. Alors que des gradients géographiques affectant la force des interactions directes sont bien documentés, il existe peu d'exemples où la menace de la compétition apparente varie le long d'un axe latitudinal. Pourtant, cette information est nécessaire pour mieux comprendre les systèmes complexes et mieux orienter les efforts de conservation d'espèces vulnérables. Nous avons utilisé une combinaison d'analyses spatiales de la disponibilité de la végétation décidue et d'analyses de sélection d'habitat par des animaux munis de colliers télémétriques pour démontrer que le potentiel de la coupe forestière d'engendrer la compétition apparente entre le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) et l'orignal (*Alces alces*) à travers le loup gris (*Canis lupus*) devrait diminuer avec une augmentation de la latitude. Durant la succession écologique suivant la coupe forestière, il y a souvent une augmentation de la disponibilité de la végétation décidue consommée par l'orignal tandis que le lichen consommé par les caribous diminue en abondance. Nous avons utilisé les Fonctions de Sélection de Ressources pour déterminer les conséquences de la variation spatiale de l'enfeuillage des parterres de coupe sur le comportement de sélection d'habitat de chacune des espèces. Après avoir tenu compte du temps écoulé depuis la coupe, nous avons démontré que l'enfeuillage moyen des parterres de coupe diminuait avec une augmentation de la latitude. Les orignaux et les loups suivis par télémétrie augmentaient leurs sélections des parterres de coupe qui contenaient un plus fort enfeuillage. Au contraire, la probabilité d'occurrence des caribous restait faible dans les parterres de coupe, et ce, quelle que soit l'intensité de l'enfeuillage. Les réactions comportementales sont telles que la probabilité relative de cooccurrence entre les orignaux et les loups étaient seulement faiblement associée aux parterres de coupe forestière à des latitudes élevées, contrairement aux basses latitudes. De plus, la cooccurrence entre les caribous et les loups demeuraient généralement faible dans les coupes forestières. Notre étude démontre que l'influence de la coupe forestière sur la compétition apparente entre le caribou forestier et l'orignal à travers la prédation du loup gris devrait diminuer avec une

augmentation de la latitude. Nos résultats démontrent l'importance de considérer les gradients géographiques de disponibilité de la végétation pour aider à mieux comprendre l'effet des perturbations anthropiques sur les interactions trophiques et à mettre au point des stratégies de conservation des espèces qui seront adéquates sur de vastes territoires.

Abstract

Prey species can affect one another through a shared predator. This apparent competition may be triggered by human activities, and, depending on its strength, can result in the local extinction of one of the prey populations. While geographical gradients in the strength of direct interactions are well documented for many taxa, there are few demonstrations that the threat of apparent competition can vary along a latitudinal axis. Yet this information is needed to better understand complex systems and guide conservation efforts towards vulnerable species. We used spatial analyses of deciduous vegetation availability and habitat selection by radio-collared animals to demonstrate that the potential for logging activities to trigger the apparent competition between forest-dwelling caribou (*Rangifer tarandus caribou*) and moose (*Alces alces*) through gray wolf (*Canis lupus*) predation should decrease with an increase in latitude. During the ecological succession that follows forest harvesting, there is often an increase in availability of the deciduous vegetation consumed by moose, and a decrease in the abundance of lichen consumed by caribou. We used a Resource Selection Function to determine the consequences of deciduous vegetation availability following harvest on the habitat selection behaviour of each species. After controlling for time since harvest, we found that the mean availability of deciduous vegetation in logged stands decreased with increasing latitude, and all three species reacted to this change. Radio-collared moose and wolves increased their selection for cutovers as they contained more deciduous vegetation. In contrast, the probability of occurrence of radio-collared caribou remained low in cutovers regardless of deciduous vegetation availability. The behavioural responses were such that the relative probability of co-occurrence between moose and wolves became only weakly associated with cutovers at high latitudes, unlike at low latitudes. Furthermore, co-occurrence between caribou and wolves remained generally low in cutovers. Overall, our study demonstrates that the potential influence of logging activities on the apparent competition between forest-dwelling caribou and moose through wolf predation should decrease with increasing latitude. Our findings show that considering geographical gradients in vegetation availability can help to better understand the effect of human activities on trophic

interactions, and to develop strategies for species conservation that remain effective over vast areas.

Introduction

Analyses of biological processes across geographical gradients provide a powerful approach for understanding a broad range of topics from evolutionary ecology to ecosystem function. One of the most important geographical gradients is the spatial variation in vegetation availability (Connell et al., 1964). Indeed, such a gradient can have a profound influence, for instance, on how predators impact herbivore prey species (Melis et al., 2009). For example, the influence of predation on the temporal dynamics of field vole (*Microtus agrestis*) populations in Fenno-scandinavia varies along a latitudinal vegetation gradient (Hanski et al., 2001). In northern parts of their range, specialist predators target this small species, resulting in large fluctuations in their abundance. In contrast, in southern parts of their range where plant productivity is higher, predators tend to be generalists – due to the presence of a range of alternative prey species – and have a stabilizing effect on field vole population dynamics (Turchin et al., 1997). Some latitudinal gradients are also altered by anthropogenic activities. In fact, the interactions between humans and natural processes can be such that the level of human activities is often a better predictor of terrestrial plant diversity than latitudinal or climate gradients (Stohlgren et al., 2005). Given the increasing human footprint on wildlife habitat (Chapin III et al., 2000), there is high conservation value in identifying the mechanisms by which anthropogenic activities can affect ecological processes along geographical gradients. This information can provide a strong basis for the development of strategies that could reduce the effects of humans on natural ecosystems.

By modifying vegetation availability through land use and biotic exchange (Sala et al., 2000), anthropogenic disturbances can alter trophic interactions. For instance, in Banff National Park (Alberta, Canada) human activities have excluded wolves (*Canis lupus*) from certain areas, resulting in local increases in elk (*Cervus canadensis*) density. Such an increase in herbivore density has led to increased browsing and a marked decline in aspen (*Populus spp.*) recruitment and riparian songbird diversity (Hebblewhite et al., 2005). Likewise, human activities can trigger apparent competition, whereby two species do not necessarily compete directly for resources but are preyed upon by the same predator (Holt, 1984). For example, the human introduction of feral pigs (*Sus scrofa*) to the Channel Islands in California caused an increase in the abundance of golden eagles (*Aquila*

chrysaetos) that resulted in increased predation on, and ultimately the decline of, the island fox (*Urocyon litoralis*) (Roemer et al., 2001).

A classic example of apparent competition driven by human disturbance involves forest-dwelling caribou (*Rangifer tarandus caribou*), moose (*Alces alces*) and gray wolves (Seip, 1992). When old growth forests are converted to early-seral forests by logging, cutovers get colonized by deciduous shrubs and trees, primarily trembling aspen (*Populus tremuloides*) and paper birch (*Betula papyrifera*), which are high-quality food for moose (Potvin et al., 2004; Bjørneraas et al., 2011). As a result, local moose abundance increases, triggering a numeric response in wolves (Messier, 1985; Bowman et al., 2010). In addition to increasing wolf abundance, forest harvesting allow wolves to hunt more efficiently by using the extensive road network created by logging activities (James et al., 2000; Apps et al., 2013). Overall, by fragmenting and modifying forest ecosystems, logging reduces the spatial segregation between caribou and both moose and wolf (i.e. spatial segregation hypothesis) (James et al., 2004; Peters et al., 2013), increasing the predation pressure on caribou, a specie considered to be an alternative prey for wolves (Seip, 1992). The effect of apparent competition on a vulnerable prey specie is moderated by the asymmetry of the interaction (DeCesare et al., 2010). Regarding the moose-caribou system, logging activities favor moose by providing their prime forage, i.e. deciduous vegetation (Bjørneraas et al., 2011). Whereas for caribou, their resources decrease following harvest with an abrupt decline of arboreal lichen and a possible negative long-term effect on terrestrial lichen (Courtois et al., 2008).

The trophic interactions between caribou, moose and wolves have received considerable attention in recent years due to the importance of boreal forest management and the endangered status of forest-dwelling caribou (e.g. Apps et al., 2013; Latham et al., 2013). Forest-dwelling caribou are known to have declined over most of Canada's boreal forest (Peters et al., 2013; Wittmer et al., 2013; Vors et al., 2009), and are considered threatened (COSEWIC, 2011). Caribou conservation thus leads to significant constraints on the logging industry. A question of socioeconomic importance is therefore whether or not timber harvest will continue to drive the apparent competition documented between the caribou and moose, as logging progresses towards the north.

Here we used a combination of spatial analyses of deciduous vegetation availability and habitat selection by radio-collared animals to determine if the potential influence of logging activities on the apparent competition between forest-dwelling caribou (*Rangifer tarandus caribou*) and moose (*Alces alces*) through wolf (*Canis lupus*) predation can be expected to decrease with increasing latitude.

Methodology

STUDY AREA

The study region (31,575 km², Figure 1) is located in the boreal forest of Québec, Canada (51°N, 69°W). It is a typical Canadian Precambrien Shield landscape with rolling hills and elevations varying from 300 to 1,000 m. The mean temperatures in February and July are -20°C and 15°C respectively (Environnement Canada, 2014). The mean annual precipitation is 715 mm, of which a third falls as snow (Courbin *et al.*, 2009). The forest is dominated by black spruce (*Picea mariana*) and balsam fir (*Abies balsamea*), with jack pine (*Pinus banksiana*), trembling aspen (*Populus tremuloides*), paper birch (*Betula papyrifera*) and eastern larch (*Larix laricina*) also present (Fortin *et al.*, 2008). Moose density was evaluated at 4.3 individuals/100 km² in 1989 in a part of the study region (Gingras *et al.*, 1989). Caribou density was later estimated at 4.7 individuals/100 km² based on an aerial survey conducted in March 2014 over another part of the study region in which some of the collared animals were monitored. Four packs of wolves were found in the same region with four to six individuals per pack. Black bears (*Ursus americanus*) are also present in the area but they are not expected to prey on adult moose or caribou. Logging has been the main source of anthropogenic disturbances in the region since the 1990s, particularly south of 51°N latitude.

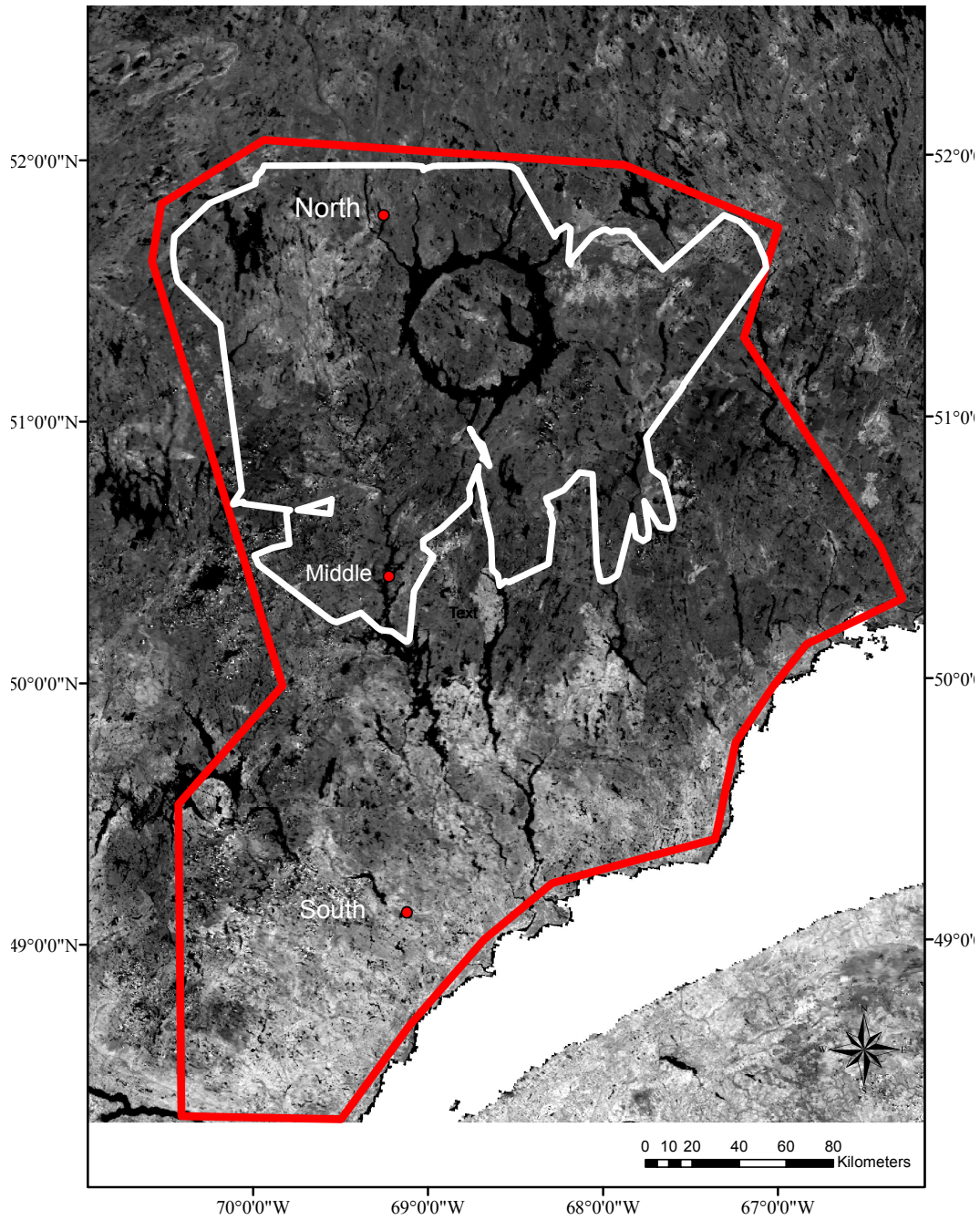


Figure 1. Location of the study area within the Côte-Nord region of Québec’s boreal forest, Canada (red line). White line delimits the area where radio-collared moose, wolves and caribou were tracked. Three reference points of the latitudinal gradient (South: 5352900 UTM; Middle: 5556575 UTM; North: 5760253 UTM) are represented as reference for some of the analyses and results reported.

ASSESSING POST-CUT VEGETATION GROWTH

To evaluate the availability of deciduous vegetation during post-harvest forest succession, we considered 139,725 cutovers with information about the year of logging, ranging from 1925 to 2011. We used the centroid of each cutover to define the latitude. To quantify the deciduous vegetation availability in the regenerating harvested stands, we used the Enhanced Vegetation Index (EVI) of the Moderate Resolution Imaging Spectro-radiometer (MODIS) data set, which has a 250 m resolution. EVI was developed from the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) to optimize the vegetation signal, improve sensitivity in high biomass region and to take into account canopy background and atmospheric influences (Huete *et al.*, 2002). Twenty EVI pixels were visited to determine the relationship between EVI and the percentage of cover of deciduous vegetation (shrubs and trees). Within the area covered by each pixel, we visually estimated the percentage of deciduous vegetation in nine circular (10-m radius) plots, and used average values in subsequent analysis.

We used generalized linear models with Gaussian error structure on the 139,725 cutovers to assess how weighted mean EVI of cutovers covaried with time since harvest and latitude. We used EVI from July 28th to ensure that foliage was fully developed. If a cutover was distributed across more than one EVI pixel, weighted mean EVI (based on the proportion of each cutover in each EVI grid cell) was calculated. All geographical information system (GIS) work was conducted using POSTGIS 2.0.1 (Obe *et al.*, 2011). The model also included a quadratic term for ‘time since harvest’ because we expected deciduous vegetation availability to peak in early to mid-seral forests, before decreasing as the forest matures. We added an interaction term between ‘time since harvest’ and ‘latitude’ to examine whether the temporal changes in EVI during forest succession differed along the latitudinal axis.

ANIMAL MONITORING

We fitted 15 adult female moose with Global Positioning System (GPS) collars (model 3300L, Lotek Engineering Inc., Newmarket, ON, Canada) that registered a location every hour. Each moose was followed for an average of 27.8 months (range: 8 to 45 months)

from January 2005 to February 2008. We also followed a total of 37 female caribou from March 2005 to March 2012 with GPS collars (model 3300, Lotek Engineering Inc., Newmarket, ON, Canada; model TGW 4680, Telonics Inc., Mesa, AZ, USA; or Global Star model Track M, Lotek Engineering Inc., Newmarket, ON, Canada). The collars were programmed to transmit a location every 1, 2, 3, 4 or 8 hours depending on collar type and year. Each caribou was monitored using telemetry for an average of 23.1 months (range: < 1 to 56 months). Finally, 11 adult wolves (6 females, 5 males), from 4 packs, were followed for an average of 19.6 months (range: < 1 to 49 months) from March 2005 to November 2011. Nine individuals were fitted with GPS collars transmitting a location every 6 hours every day of the week (model GPS3300, Lotek Engineering Inc.) or 4 hours five days a week, and every hour for the rest of the week (model GPS3300SW, Lotek Engineering Inc.). The two remaining wolves were fitted with Argos collars (model TGW-3580, Telonics Inc.), transmitting every 10 hours. All individuals from the three species were captured in winter with a net-gun fired from a helicopter.

HABITAT CHARACTERISTICS

Habitat characteristics at GPS locations were identified using a Landsat Thematic Mapper image taken in 2000 with a 25 m resolution (Ressources naturelles Canada, 2000). The satellite image was composed of 52 land cover classes, which we reclassified into 8 broad land cover types: 1) open areas, 2) water bodies (including wetlands), 3) shrublands, 4) lichen heath communities, 5) closed canopy mature conifer forests, 6) open mature forests with lichen, 7) open mature forests without lichen and 8) mixed forests. The satellite image was updated every year with information provided by the forestry companies of the region, adding two land cover types: cuts (0-50 years) and burned areas (0-50 years). We used a 50-year threshold for disturbance because the GPS-collared animals we monitored were found in an area where cutovers dated from 1965 to 2011. As well as being assigned a land cover type, each location was also attributed an EVI value to estimate the deciduous vegetation availability.

HABITAT SELECTION MODEL

We used Resource Selection Functions (RSFs) to determine the habitat selection of caribou, moose and wolves. RSFs compare characteristics of observed GPS points (scored 1) and random (scored 0) locations (Manly et al., 2002). Random locations for a given moose and caribou were drawn within the 100% Minimum Convex Polygon (MCP) annual range of an individual, whereas for wolves, random locations were drawn within the 100% MCP of all pack members. Although the MCP should exceed the actual annual home range of each individual (Burgman *et al.*, 2003), our intent was not to determine the actual home range, but rather to delineate an area that was available to the individual. We thereby investigated habitat selection between Johnson’s (1980) second- and third-order of selection. We incorporated an interaction between the “cuts” land cover type and EVI, to determine whether or not the use of cutovers was influenced by the availability of deciduous vegetation. We did not detect any multicollinearity issues, as variance inflation factor were systematically <10 (Cohen *et al.*, 2013).

RSFs were implemented using mixed-effect logistic regression. For the moose and the caribou RSFs, we included a random intercept for the interaction between individual and year to take into account the correlations between an individual’s locations within a given year (Gillies *et al.*, 2006) and to correct for the different collar schedules for a given species. The RSFs for moose and caribou took the following functional form:

$$w(\mathbf{x}) = \exp(\beta_0 + \beta_1 x_{1ij} + \dots + \beta_n (x_{nij} \times \text{EVI}_{ij}) + \gamma_{0jk}),$$

where $w(\mathbf{x})$ is the relative probability of occurrence, β_0 is the mean, β_n is the coefficient estimated for the n^{th} variable, x_{nij} is the value of the n^{th} variable for the i^{th} location for the j^{th} individual, EVI_{ij} is the deciduous vegetation availability for the i^{th} location for the j^{th} individual and γ_{0jk} is the random intercept for the j^{th} individual of the k^{th} year. For wolves, we used the same general model structure, with the exception that “individuals within packs” and “pack within a year” were both modeled as random effects because a given pack could include more than one collared wolf (Gillies et al., 2006; Hebblewhite *et al.*, 2008). Analyses were performed using the ‘glmer’ function in the « lme4 » package (Bates *et al.*, 2012) in R program version 3.1.0 (R Development Core Team, 2010).

To assess whether the availability of post-harvest deciduous vegetation had an impact on habitat selection in the three species, we investigated the relative support of two Resource Selection Functions. The first was a general landscape model, which included the 10 land cover types as covariates, with open conifer forests without lichen as the reference category. In the second model, we added an interaction between cutovers and EVI. We identified the model with the most empirical support using the Bayesian Information Criterion (BIC). With large sample sizes, BIC is a more appropriate metric of model parsimony than the Akaike Information Criterion (Schwarz, 1978; Boyce *et al.*, 2002). As suggested by Boyce *et al.* (2002), we tested model robustness using k-fold cross-validation, fitting RSFs using 80% of the data before testing their predictive on the remaining 20% of data. The process was done 100 times and average r_s (\bar{r}_s) are reported. For each species, we used the top-ranking RSF to estimate the relative probability of occurrence $w(\mathbf{x})$, with predicted values being scaled between 0 and 1 following:

$$\hat{w} = \left(\frac{w(\mathbf{x}) - w_{\min}}{w_{\max} - w_{\min}} \right),$$

where $w(\mathbf{x})$ was the relative probability of use of a given pixel, and w_{\min} and w_{\max} were, respectively, the smallest and largest values of $w(\mathbf{x})$ for that species over the study area. We also assessed the relative probability of co-occurrence between moose and wolves, and caribou and wolves by multiplying the relative probability of occurrence of the two species.

Results

POST-CUT VEGETATION GROWTH

Harvested stands with higher weighted mean EVI were covered by a larger proportion of deciduous vegetation ($r^2=0.56$, $n=20$, Figure 2). EVI in cutovers thus provides a valid estimate of deciduous vegetation availability.

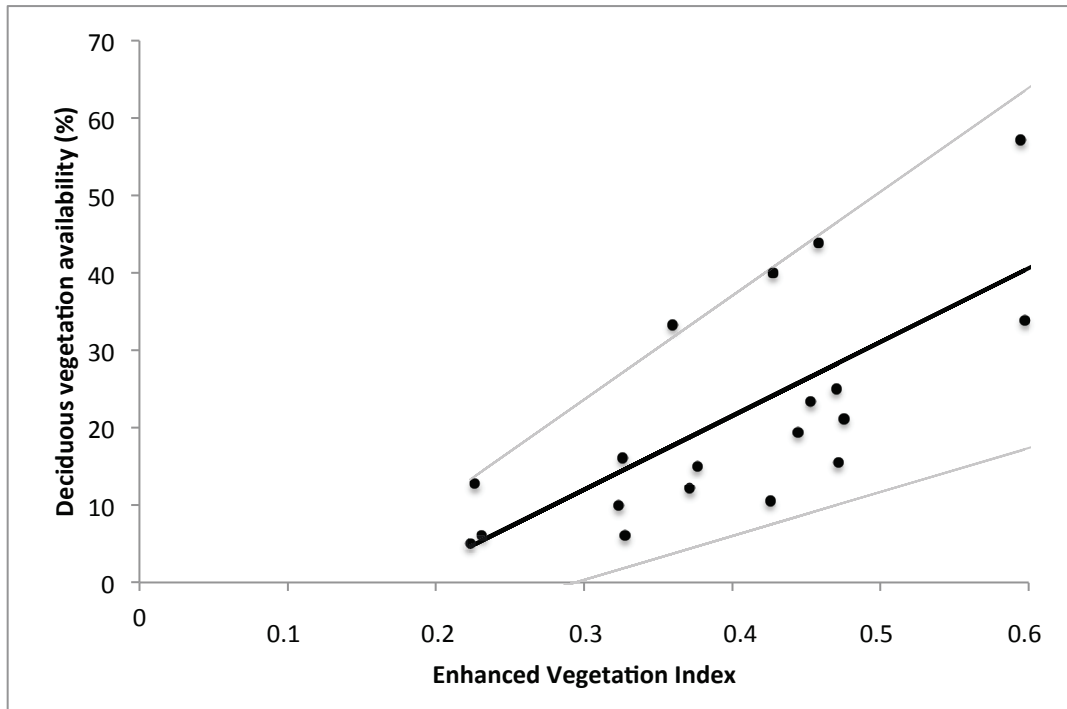


Figure 2. Observed percentage cover of deciduous vegetation available in harvested forest stands (250 m x 250 m, corresponding to the actual size of an EVI pixel, see Methods) in relation to Enhanced Vegetation Index (EVI) in the boreal forest of Québec, Canada. Filled circles represent raw values. Grey lines represent the 95% confidence intervals.

The weighted mean EVI of logged stands varied with both latitude and time since harvest (Table 1). The EVI of cutovers increased to a peak after 10 to 40 years following harvest, depending on latitude, and then decreased as the stands matured (Figure 3). After controlling for time since harvest, EVI was lower in cutovers located at relatively high latitudes, indicating a northward decrease in the deciduous vegetation available in cutovers. In the south, EVI peaks much earlier and reached a higher level. This indicates that deciduous vegetation was less abundant and grew more slowly in the north than in the south.

Table 1. Parameter estimates of a generalized linear model characterizing the influence of time since harvest and latitude on the weighted mean Enhanced Vegetation Index of cutovers in the boreal forest of the Côte-Nord region, Québec, Canada. For each covariate, model coefficients (β), standard errors (SE) and P -values are presented.

Variable	β	SE	P
Intercept	3.65	$3.18e^{-02}$	<0.001
Time since harvest (years)	$-3.66e^{-02}$	$1.38e^{-03}$	<0.001
Time since harvest ²	$-4.02e^{-05}$	$6.49e^{-07}$	<0.001
Latitude (UTM)	$-5.88e^{-07}$	$5.69e^{-09}$	<0.001
Time since harvest \times Latitude	$6.88e^{-09}$	$2.46e^{-10}$	<0.001

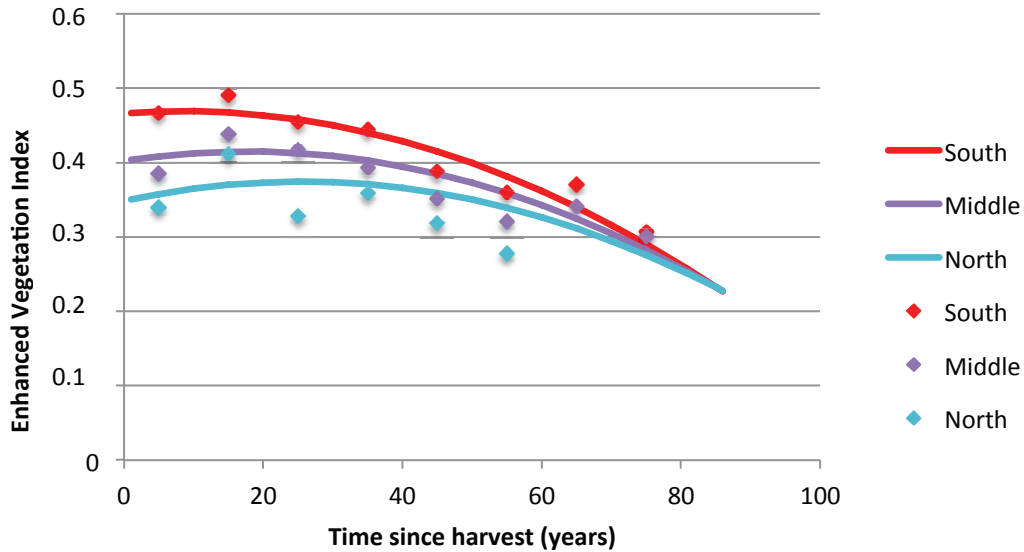


Figure 3. The influence of time since harvest and latitude on the weighted mean Enhanced Vegetation Index (EVI) of cutovers in the boreal forest of the Côte-Nord region, Québec, Canada. The South region corresponds to the first quartile of latitudes; the Middle region to the second and third quartile while the North region corresponds to the fourth quartile of the 139,725 cutovers studied. Filled coloured diamonds are mean values of each 10-year class of every region. Lines represent the predicted relationships from generalised linear models between EVI and time since harvest, for stands from different latitudes (South: 5,419,517 UTM; Middle: 5,527,884 UTM; North: 5,619,927 UTM, see Figure 1).

HABITAT SELECTION

The RSF best describing the relative probability of occurrence of the three species considered the landscape covariates together with EVI in cutovers (Table 2). These models were robust to cross-validation, with $\bar{r}_s > 0.90$ for all species (Table 2). By contrast, the models considering only landscape received essentially no empirical support for any species (ΔBIC : moose= 2,177; wolves= 204; caribou= 3,807).

The top-ranking RSF revealed that, relative to open conifer forests without lichen (the model's reference category), moose selected mixed/deciduous forests, whereas they avoided closed-canopy mature conifer forests, open mature conifer forests with lichen, lichen heath communities and water bodies (Table 2). Similarly, wolves selected mixed/deciduous forests, but also burned areas and open areas. Caribou selected open mature conifer forests with lichen, lichen heath communities and shrublands, whereas they avoided closed-canopy mature conifer forests, burned areas, mixed/deciduous forests, open areas and water bodies.

Table 2. Parameter estimates of the top-ranking Resource Selection Functions describing the annual habitat selection by 15 moose, 11 wolves and 37 forest-dwelling caribou that were monitored with GPS collars in Québec's boreal forest, Canada. Each of the model covariates is presented with their selection coefficients ($\beta \pm SE$).

Variable ^a	Resource selection function		
	Moose	Wolf	Caribou
Open areas	-0.004 ± 0.046	0.175 ± 0.083*	-0.249 ± 0.031*
Water bodies	-1.972 ± 0.028*	-0.041 ± 0.031	-1.806 ± 0.011*
Shrublands	0.026 ± 0.026	-0.276 ± 0.049*	0.261 ± 0.016*
Lichen heath	-1.629 ± 0.102*	0.138 ± 0.106	0.544 ± 0.037*
Closed mature conifer	-0.361 ± 0.011*	-0.034 ± 0.026	-0.270 ± 0.006*
Open conifer with lichen	-1.377 ± 0.021*	-0.014 ± 0.025	0.458 ± 0.008*
Mixed	1.023 ± 0.012*	0.134 ± 0.028*	-0.407 ± 0.010*
Burned areas (0-50 years)	-0.190 ± 0.017*	0.189 ± 0.019*	-0.755 ± 0.012*
Cuts (0-50 years)	-1.505 ± 0.038*	-0.250 ± 0.073*	-1.575 ± 0.092*
Cuts × EVI ^b	3.654 ± 0.097*	0.988 ± 0.178*	-3.543 ± 0.777*
k-fold: \bar{r}_s	0.901	0.910	0.944

^aReference category is open conifer forests without lichen

^bEnhanced Vegetation Index averaged over the cutblock

* 95% confidence intervals exclude 0

The response of all species to cutovers varied with local EVI estimate, revealing that their response to cutblocks depends on deciduous tree availability. Moose avoided cutovers with low EVI values, ranking similarly to lichen heath communities, water or open mature conifer forests with lichen (Table 2; Figure 4A). As EVI increased, however, moose increased their selection for cutovers. In our study region, weighted mean EVI of cutovers is expected to peak between 0.322 and 0.506 depending on latitudes (Figure 3). Accordingly, moose either did not select cutovers or exhibited little selection at high latitude, even when the available deciduous vegetation had reached its maximum. Wolves showed a similar response: cutovers with a high EVI were the most selected cover types; whereas those with a low EVI tended to be strongly avoided (Table 2; Figure 4B). Caribou avoided cutovers with low EVI estimates, and avoided even more strongly cutovers as they became invaded by deciduous vegetation that yielded relatively high EVI values (Table 2; Figure 4C). Accordingly, the co-occurrence of moose and wolves in cutovers increased with increasing EVI values (Figure 5A), with only mixed/deciduous forests having a higher probability of co-occurrence at high latitude (i.e. lower EVI values). The co-occurrence of caribou and wolves slightly decreased with high EVI values (Figure 5B), remaining the land cover type where it is less likely to see them coexist.

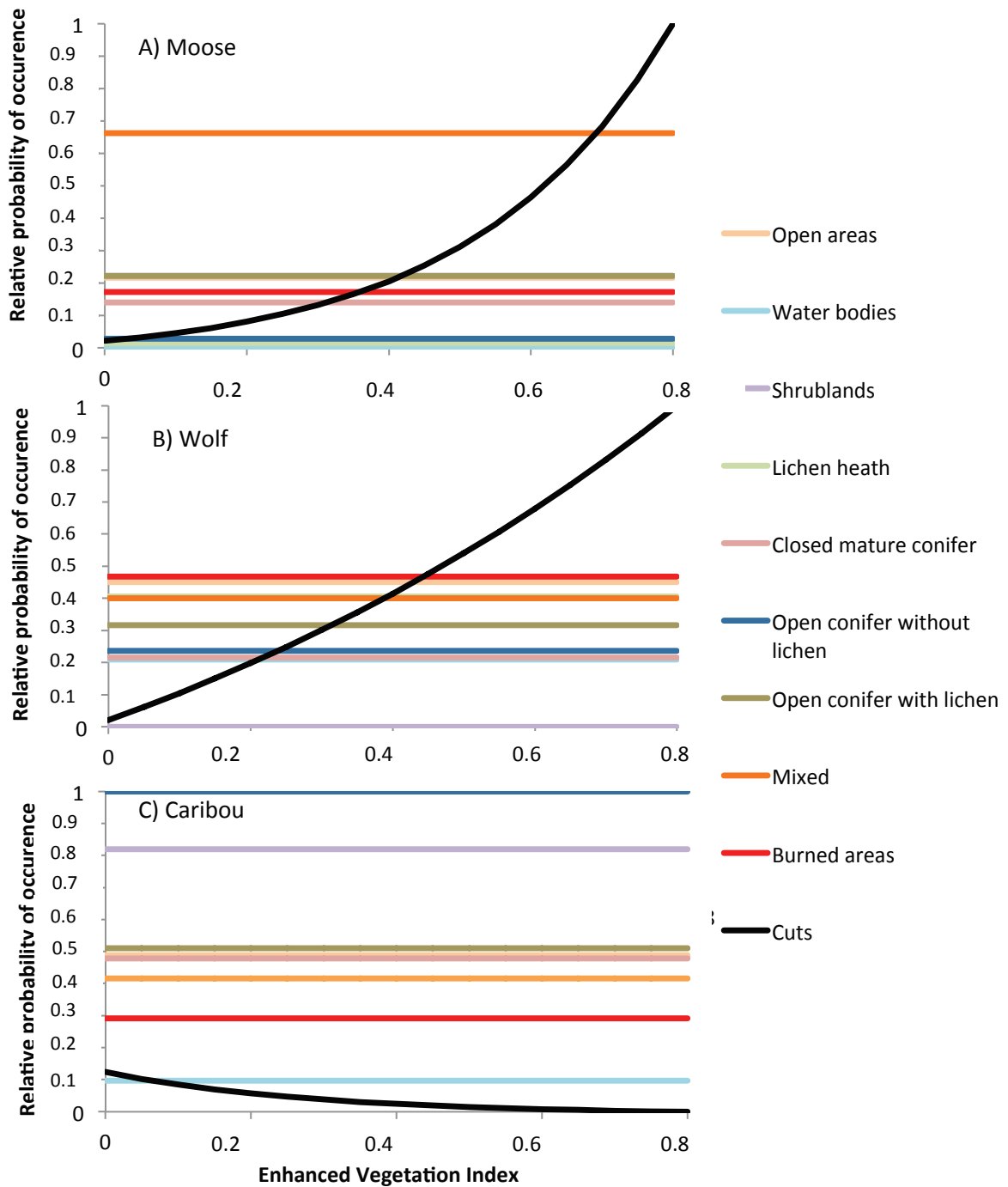


Figure 4: Variation in the relative probability of occurrence in 10 land cover types, as a function of the Enhanced Vegetation Index (EVI), a proxy for the availability of deciduous vegetation, for A) moose, B) wolf and C) caribou in the boreal forest of the Côte-Nord region, Québec, Canada.

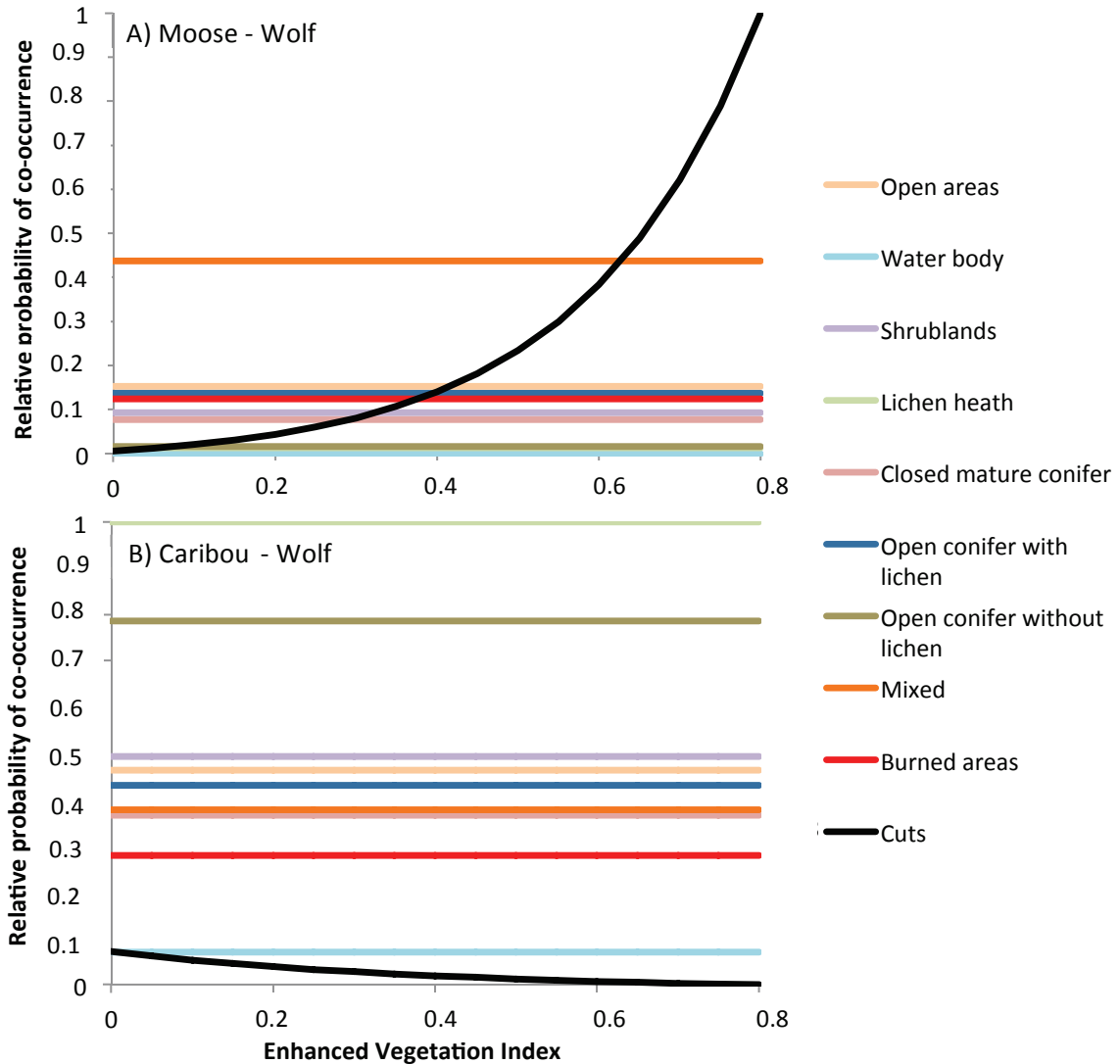


Figure 5: Variation in the relative probability of co-occurrence in 10 land cover types, as a function of the Enhanced Vegetation Index (EVI), a proxy for the availability of deciduous vegetation, for A) moose and wolves, and B) caribou and wolves in the boreal forest of the Côte-Nord region, Québec, Canada.

Discussion

Although there are numerous examples of latitudinal gradients in the intensity of direct biotic interactions (e.g., decreases in predation risk with increasing latitude) involving many taxa (Schemske *et al.*, 2009), geographical gradients in indirect interactions remain poorly documented. Yet the fate of vulnerable prey populations may depend on the

intensity of indirect trophic interactions (DeCesare et al., 2010). We provided an example in which the intensity of an indirect interaction varies along a geographical gradient. More specifically, we demonstrated how the potential role of human activities in triggering apparent competition involving the threatened forest-dwelling caribou should decline progressively as the industry moves northwards (Schaefer, 2003).

Despite the impacts of apparent competition on caribou being the subject of many studies in recent years (e.g. Apps et al., 2013; Peters et al., 2013; Latham et al., 2013; James et al., 2004), to our knowledge, this is the first report of a latitudinal gradient in the potential for apparent competition. We based this conclusion on an investigation of some key elements underlying the process of human-induced apparent competition between moose and caribou: 1) a latitudinal decrease in primary productivity, and 2) the response of wolves, moose and caribou to this decrease.

First, we found that deciduous forage availability (based on EVI, which covaried with the percentage of deciduous vegetation) in cutovers was lower at northern than southern latitudes, a trend that we detected even along a rather short 400-km latitudinal gradient located in a single ecoregion. Net primary productivity generally decreases with increasing latitude (Rosenzweig, 1968). Accordingly, the growth of two prime deciduous forage species for moose, trembling aspen and paper birch, varies with latitude, taking more ‘shrubby’ forms (Jobidon, 1994) and decreasing in productivity at northerly latitudes (Huang et al., 2010; Lapointe-Garant et al., 2010). The availability of deciduous vegetation is predicted to be higher in the southern part of our study area throughout the first 75 years after harvest than at any point in time in the northern part of this area.

Second, wolves, caribou, and moose all responded to the lower productivity of deciduous vegetation in cutovers at high latitudes. Indeed, the selection of moose for cutovers decreased with the availability of deciduous vegetation, which is lower at high compared to low latitudes. This change in habitat selection behaviour is consistent with previous reports that moose most strongly select cutovers with high lateral cover and high deciduous regeneration (Potvin et al., 2004; Courtois et al., 1998). We demonstrate that this response should reduce the relative probability of encounter between moose and wolves in

cutovers at high latitudes, thereby reducing the relative contribution of cutovers on the rate of moose consumption by wolves (see Joly *et al.*, 2003) in higher latitudes. The consumption of moose by wolves is central to its apparent competition with the threatened caribou, which should vary along the latitudinal axis. Furthermore, the lower availability of deciduous vegetation in cutovers at high latitudes should result in a smaller (if any) numerical response of moose towards the north (Potvin *et al.*, 2004). As the availability of deciduous forage decreases, the species would then rely on balsam fir (Crête *et al.*, 1997), which is a relatively poor food source (Peek, 1974). This consumption of poor food source by moose would also reduce the potential for human-induced apparent competition. Although we show that the potential for apparent competition triggered by deciduous vegetation availability following harvest decreases with increasing latitude, we also recognize that forestry activities produce extended road networks which can improve predation efficiency of wolves and still impact caribou (James *et al.*, 2000).

Understanding the complex interactions involved in food webs is fundamental to the development of effective measures aimed at restoring or protecting ecosystem properties despite human activities. Our study demonstrates that the impact of human activities on indirect trophic interactions can vary along the latitudinal axis. According to Gosz (1992), most of our current knowledge about ecosystem structure and function has been generated from studies conducted over small areas. By revealing that predator-prey interactions should vary along geographical gradients (Fortin *et al.*, 2008), our study indicates why particular management or conservation guidelines developed based on a particular population may be less effective when applied to other populations. Even when developed from studies conducted over large spatial extents, those guidelines may not be effective if they only reflect the “average” response of multiple populations (e.g. Environnement Canada, 2011). Indeed, when a geographical gradient in biological processes (e.g., direct and indirect trophic interactions) affects a particular species, the use of a unique guideline reflecting an average response should be most effective to manage the populations established at the median location of all studied populations. Moving away from such a location may eventually result in guidelines that become too permissive for adequate species conservation. Understanding the dynamics, structure, and function of ecosystems along geographical gradient should therefore increase our ability to manage these systems.

Acknowledgements

We are grateful to Philippe Goulet for assistance in obtaining and compiling forestry data. We also thank Pierre Racine for his help with PostGIS, Bruno Baillargeon, Dominic Grenier, Daniel Dorais, François-Alexis Behm and Richard Audy for their help in the field. The NSERC–Université Laval Industrial Research Chair in Silviculture and Wildlife (*Chaire de recherche industrielle CRSNG-Université Laval en sylviculture et en faune*) and its partners founded this research.

References

- APPS, C., MCLELLAN, B., KINLEY, A., SERROUYA, R., SEIP, D. & WITTMER, H. 2013. Spatial factors related to mortality and population decline of endangered mountain caribou. *Journal of Wildlife Management*, 77, 7, 1409-1419.
- BATES, D., MAECHLER, M. & BOLKER, B. 2012. *lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes* [En ligne]. Disponible: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4%5D>.
- BJØRNERAAS, K., SOLBERG, E. J., HERFINDAL, I., MOORTER, B., ROLANDSEN, C., TREMBLAY, J.-P., SKARPE, C., SÆTHER, B., ERIKSEN, R. & ASTRUP, R. 2011. Moose (*Alces alces*) habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife Biology*, 17, 1, 44-54.
- BOWMAN, J., RAY, J. C., MAGOUN, A. J., JOHNSON, D. S. & DAWSON, F. N. 2010. Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, 88, 5, 454-467.
- BOYCE, M., VERNIER, P., NIELSEN, S. E. & SCHMIEGELOW, F. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*, 157, 2, 281-300.
- BURGMAN, M. & FOX, J. 2003. Bias in species range estimates from minimum convex polygons: implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation*, 6, 1, 19-28.
- CHAPIN III, F. S., ZAVALETA, E. S., EVINER, V. T., NAYLOR, R. L., VITOUSEK, P. M., REYNOLDS, H. L., HOOPER, D. U., LAVOREL, S., SALA, O. E. & HOBBIIE, S. E. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 6783, 234-242.
- COHEN, J., COHEN, P., WEST, S. & AIKEN, L. 2013. *Applied multiple regression/correlation analysis for the behavioral sciences*, Routledge.
- CONNELL, J. & ORIAS, E. 1964. The ecological regulation of species diversity. *American Naturalist*, 98, 903, 399-414.
- COSEWIC. 2011. *Canadian species at risk* [En ligne]. Disponible: http://www.cosewic.gc.ca/fra/sct1/SearchResult_f.cfm?commonName=&scienceName=rangifer+tarandus&Submit=Soumettre [Consulté le 22/11/2012].

- COURBIN, N., FORTIN, D., DUSSAULT, C. & COURTOIS, R. 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology*, 24, 10, 1375-1388.
- COURTOIS, R., GINGRAS, A., FORTIN, D., SEBBANE, A., ROCHETTE, B. & BRETON, L. 2008. Demographic and behavioural response of woodland caribou to forest harvesting. *Canadian Journal of Forest Research*, 38, 11, 2837-2849.
- COURTOIS, R., OUELLET, J. P. & GAGNÉ, B. 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces Alces*) in early winter. *Alces*, 34, 1, 201-211.
- CRÊTE, M. & COURTOIS, R. 1997. Limiting factors might obscure population regulation of moose (Cervidae: *Alces alces*) in unproductive boreal forests. *Journal of Zoology*, 242, 4, 765-781.
- DECESARE, N., HEBBLEWHITE, M., ROBINSON, H. & MUSIANI, M. 2010. Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. *Animal Conservation*, 13, 4, 353-362.
- ENVIRONNEMENT CANADA 2011. Évaluation scientifique aux fins de la désignation de l'habitat essentiel de la population boréale du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) au Canada; Mise à jour 2011.
- ENVIRONNEMENT CANADA. 2014. *La météo au Canada* [En ligne]. Disponible: http://meteo.gc.ca/canada_f.html [Consulté le 2014-01-26].
- FORTIN, D., COURTOIS, R., ETCHEVERRY, P., DUSSAULT, C. & GINGRAS, A. 2008. Winter selection of landscapes by woodland caribou: behavioural response to geographical gradients in habitat attributes. *Journal of Applied Ecology*, 45, 5, 1392-1400.
- GILLIES, C., HEBBLEWHITE, M., NIELSEN, S., KRAWCHUK, M., ALDRIDGE, C., FRAIR, J., SAHER, J., STEVENS, C. & JERDE, C. 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology*, 75, 4, 887-898.
- GINGRAS, A., AUDY, A. & COURTOIS, R. 1989. Inventaire aérien de l'orignal dans la zone de chasse 19 à l'hiver 1987-1988. *Ministère du Loisir de la Chasse et de la Pêche*.
- GOSZ, J. 1992. Gradient analysis of ecological change in time and space: implications for forest management. *Ecological Applications*, 2, 3, 248-261.
- HANSKI, I., HENTTONEN, H., KORPIMÄKI, E., OKSANEN, L. & TURCHIN, P. 2001. Small-rodent dynamics and predation. *Ecology*, 82, 6, 1505-1520.
- HEBBLEWHITE, M. & MERRILL, E. 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology*, 45, 3, 834-844.
- HEBBLEWHITE, M., WHITE, C., NIETVELT, C., MCKENZIE, J., HURD, T., FRYXELL, J., BAYLEY, S. & PAQUET, P. 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology*, 86, 8, 2135-2144.
- HOLT, R. D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist*, 124, 3, 377-406.
- HUANG, J., TARDIF, J., BERGERON, Y., DENNELER, B., BERNINGER, F. & GIRARDIN, M. 2010. Radial growth response of four dominant boreal tree species to climate along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Global Change Biology*, 16, 2, 711-731.

- HUETE, A., DIDAN, K., MIURA, T., RODRIGUEZ, E. P., GAO, X. & FERREIRA, L. G. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment*, 83, 1, 195-213.
- JAMES, A. R., BOUTIN, S., HEBERT, D. M., RIPPIN, A. B. & WHITE, J. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management*, 68, 4, 799-809.
- JAMES, A. R. C. & STUART-SMITH, A. K. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management*, 64, 1, 154-159.
- JOBIDON, R. 1994. *Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec: revue de littérature*.
- JOHNSON, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61, 1, 65-71.
- JOLY, D. O. & PATTERSON, B. R. 2003. Use of selection indices to model the functional response of predators. *Ecology*, 84, 6, 1635-1639.
- LAPOINTE-GARANT, M. P., HUANG, J. G., GEA-IZQUIERDO, G., RAULIER, F., BERNIER, P. & BERNINGER, F. 2010. Use of tree rings to study the effect of climate change on trembling aspen in Quebec. *Global Change Biology*, 16, 7, 2039-2051.
- LATHAM, A. D. M., LATHAM, M. C., KNOPFF, K. H., HEBBLEWHITE, M. & BOUTIN, S. 2013. Wolves, white-tailed deer, and beaver: implications of seasonal prey switching for woodland caribou declines. *Ecography*, 36, 12, 1276-1290.
- MANLY, B., MCDONALD, L., THOMAS, D., MCDONALD, T. & ERICKSON, W. 2002. Resource selection by animals: statistical analysis and design for field studies. *Kluwer: Boston, MA*.
- MELIS, C., JĘDRZEJEWSKA, B., APOLLONIO, M., BARTOŃ, K. A., JĘDRZEJEWSKI, W., LINNELL, J. D., KOJOLA, I., KUSAK, J., ADAMIC, M. & CIUTI, S. 2009. Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, (*Capreolus capreolus*) population density across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 6, 724-734.
- MESSIER, F. 1985. Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. *Canadian Journal of Zoology*, 63, 5, 1068-1077.
- OBE, R. & HSU, L. S. 2011. PostGIS in action. *Manning Publications*. Stanford, CT, USA.
- PEEK, J. 1974. A review of moose food habits studies in North America. *Naturaliste Canadien*, 101, 1-2, 195-215.
- PETERS, W., HEBBLEWHITE, M., DECESARE, N., CAGNACCI, F. & MUSIANI, M. 2013. Resource separation analysis with moose indicates threats to caribou in human altered landscapes. *Ecography*, 36, 4, 487-498.
- POTVIN, F. & COURTOIS, R. 2004. Winter presence of moose in clear-cut black spruce landscapes: related to spatial pattern or to vegetation. *Alces*, 40, 61-70.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM 2010. R: a language and environment for Statistical Computing. Vienna.
- RESSOURCES NATURELLES CANADA 2000. Service canadien des forêts - Centre de foresterie des Laurentides (RNCAN), 2006. Cartographie intermédiaire en 52 classes de la couverture terrestre du Québec (CCTQ) réalisée dans le cadre du projet Observation de la Terre pour le développement durable des forêts (OTTD) à partir

- des images Landsat ca. 2000. La couverture terrestre au nord de la limite terrestre des forêts fut complétée dans le cadre d'un partenariat avec le MDDEP.
- ROEMER, G. W., COONAN, T. J., GARCELON, D. K., BASCOMPTE, J. & LAUGHRIN, L. 2001. Feral pigs facilitate hyperpredation by golden eagles and indirectly cause the decline of the island fox. *Animal Conservation*, 4, 4, 307-318.
- ROSENZWEIG, M. L. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist*, 102, 923, 67-74.
- SALA, O. E., CHAPIN, F. S., ARMESTO, J. J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L. F., JACKSON, R. B. & KINZIG, A. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 5459, 1770-1774.
- SCHAEFER, J. A. 2003. Long-term range recession and the persistence of caribou in the Taiga. *Conservation Biology*, 17, 5, 1435-1439.
- SCHEMSKE, D. W., MITTELBACH, G. G., CORNELL, H. V., SOBEL, J. M. & ROY, K. 2009. Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? *Annual Review of Ecology Evolution, and Systematics*, 40, 245-269.
- SCHWARZ, G. 1978. Estimating the dimension of a model. *The Annals of Statistics*, 6, 2, 461-464.
- SEIP, D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 70, 8, 1494-1503.
- STOHLGREN, T. J., BARNETT, D., FLATHER, C., KARTESZ, J. & PETERJOHN, B. 2005. Plant species invasions along the latitudinal gradient in the United States. *Ecology*, 86, 9, 2298-2309.
- TURCHIN, P. & HANSKI, I. 1997. An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. *American Naturalist*, 149, 5, 842-874.
- VORS, L. S. & BOYCE, M. S. 2009. Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology*, 15, 11, 2626-2633.
- WITTMER, H. U., SERROUYA, R., ELBROCH, L. M. & MARSHALL, A. J. 2013. Conservation strategies for species affected by apparent competition. *Conservation Biology*, 27, 2, 254-260.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Il existe plusieurs exemples de systèmes où l'intensité des interactions trophiques directes est influencée par un gradient latitudinal, notamment par une variation de la pression de prédation. Par exemple, la prédation effectuée sur des appâts constitués de larves par des fourmis a été étudiée sur un gradient latitudinal de plus de 40 degrés (Jeanne, 1979). Le taux de prédation par les fourmis était significativement plus élevé dans les zones tropicales que dans les zones tempérées. Ceci s'explique par le fait qu'un appât de nourriture était exploité par les fourmis en significativement moins de temps dans les régions situées près de l'Équateur. De façon similaire, lorsque l'on compare les taux de prédation observés sur des nids de plusieurs espèces d'oiseaux provenant d'une part des régions tropicales (Kulesza, 1990; Robinson *et al.*, 2000) et de l'autre des zones tempérées (Conway *et al.*, 2000), nous remarquons que les espèces tropicales subissent des taux de prédation des nids significativement plus élevés (Schemske *et al.*, 2009). Toutefois, il existe peu d'études qui se sont concentrées sur l'influence de gradients géographiques sur les interactions trophiques indirectes alors que l'intensité de ces relations peut fortement influencer la persistance d'espèces vulnérables (DeCesare *et al.*, 2010). Notre étude démontre qu'une interaction trophique indirecte telle la compétition apparente peut varier le long de gradients géographiques. En effet, nos résultats révèlent que le rôle potentiel des perturbations anthropiques dans la mise en place d'une compétition apparente entre le caribou forestier et l'orignal devrait diminuer alors que l'industrie forestière progresse vers le nord. La région la plus au sud de la forêt boréale canadienne a subi une exploitation intensive au cours des différentes années et cette exploitation continue de progresser vers le nord (Schaefer, 2003). Nos résultats sont donc d'une importance accrue puisqu'ils démontrent que les conséquences de la coupe forestière sur les interactions trophiques affectant le caribou pourraient varier selon un axe latitudinal.

Au cours des dernières années, un grand nombre d'études se sont penchées sur les conséquences des perturbations anthropiques sur la conservation du caribou et plus particulièrement, sur les différents aspects de la compétition apparente. Plusieurs informations tirées de ces études ont amélioré les stratégies de conservation par exemple au

niveau des différents risques de mortalités associés à certaines saisons (Latham et al., 2013), des chevauchements spatiaux entre l'orignal et le caribou qui sont plus fréquents dans les milieux perturbés (Peters et al., 2013) ou alors de l'utilisation de zones en altitude ainsi que des marais et des tourbières comme refuge spatial par le caribou pour diminuer le risque de mortalité (Apps et al., 2013; James et al., 2004). Toutefois, à notre connaissance, notre étude est la première à démontrer la présence d'un gradient latitudinal influençant le potentiel de compétition apparente entre le caribou forestier et l'orignal. Nous avons démontré que les conséquences de la coupe forestière sur le potentiel de compétition apparente devraient diminuer alors que les activités d'exploitation progressent vers le nord étant donné la diminution décelable de l'enfeuillage des parterres de coupe. Pour ce faire, nous avons d'abord déterminé qu'un gradient latitudinal influençait la moyenne pondérée de l'Indice de Végétation Amélioré (*Enhanced Vegetation Index*, EVI), un indice qui covariait étroitement avec la proportion des parterres de coupe forestière couverte par de la végétation décidue dans notre région d'étude. L'enfeuillage des parterres de coupe augmentait avec une diminution de la latitude ; les parterres de coupes dans les forêts boréales du sud étant colonisés par plus de végétation feuillue. Finalement, nous avons utilisé la modélisation de la sélection d'habitat pour évaluer la réaction comportementale des trois espèces de grands mammifères impliquées dans la compétition apparente soit l'orignal, le loup ainsi que le caribou forestier, face à ces variations dans l'intensité de l'enfeuillage. Comme prédit, un enfeuillage plus important des parterres de coupe a résulté en une plus grande sélection de ces parcelles par l'orignal et le loup alors qu'il a engendré un plus grand évitement chez le caribou forestier.

Nos résultats démontrent que l'enfeuillage des parterres de coupes diminue avec une augmentation de la latitude. Certaines études ont déjà établi la présence d'un gradient latitudinal influençant la croissance des feuillus. Par exemple, lorsque la latitude augmente, la présence de formes arborescentes d'espèces feuillues comme le peuplier faux-tremble ou le bouleau à papier, diminue de plus en plus pour laisser place à des formes plutôt arbustives, plus courantes dans les forêts du nord (Jobidon, 1994). La croissance radiale de ces deux espèces diffère également selon la latitude et la température à laquelle l'arbre se retrouve (Huang et al., 2010) et la productivité du peuplier faux-tremble diminue aussi avec une augmentation de la latitude (Lapointe-Garant et al., 2010). Nous avons toutefois su

détecter ce patron au long d'un gradient latitudinal plutôt court de 400 km. La disponibilité en végétation décidue reste plus élevée dans la partie sud que dans la partie nord de notre aire d'étude au cours des 75 premières années suivant la coupe forestière.

xxxUne baisse de l'enfeuillage des parterres de coupe forestière à haute latitude devrait engendrer une diminution de l'accroissement des populations d'orignaux lorsque l'on se dirige vers le nord (Potvin et al., 2004). En effet, une diminution de l'enfeuillage devrait inciter les orignaux à consommer davantage une nourriture de moins bonne qualité, comme le sapin baumier (Crête et al., 1997; Peek, 1974). Ceci pourrait ainsi grandement diminuer le potentiel de compétition apparente engendré par les perturbations anthropiques. En effet, la sélection des parcelles de coupe forestière par l'orignal augmentait en fonction de l'enfeuillage des parterres. Cette variation dans la réaction comportementale vient corroborer les différentes études faites au niveau de la sélection de l'orignal à l'intérieur même de la parcelle de coupe, qui notaient une attraction plus particulière pour les milieux riches en feuillus (Potvin et al., 2004; Courtois et al., 1998). De plus, nos résultats démontrent que la probabilité de cooccurrence entre l'orignal et le loup au niveau des parterres de coupe forestière diminue avec une augmentation de la latitude. Ceci devrait réduire la contribution relative de la coupe forestière sur le taux de consommation d'orignaux par les loups (voir Joly et al., 2003) dans les régions plus au nord de la forêt boréale. La consommation d'orignaux par le loup est un point central influençant la compétition apparente avec le caribou forestier ; ce phénomène devrait donc varier selon un axe latitudinal. Nos résultats sont d'autant plus importants étant donné la grande utilisation des coupes forestières par les orignaux et les loups. En effet, malgré une faible représentation de ce milieu dans notre aire d'étude (moins de 2%), le temps d'utilisation de celui-ci par les orignaux et les loups sont élevés (8,1 et 15,6% respectivement). Il est donc important de bien comprendre les variables qui influencent la régénération des parterres de coupe. Bien que le potentiel de compétition apparente engendré par l'enfeuillage des parterres de coupe forestière diminue avec une augmentation de la latitude, nous reconnaissons que les réseaux routiers façonnés par l'industrie forestière pourraient améliorer l'efficacité de prédation des loups et ainsi avoir un impact négatif sur le caribou (James et al., 2000).

Table 3. Pourcentage de chaque milieu composant les trois régions (Nord : 5763481 à 5858391 ; Milieu : 5499818 à 5763481 ; Sud : 5312850 à 5499818) dans l'aire d'étude selon, ainsi que le pourcentage d'utilisation de chacun des milieux par l'original, le loup gris et le caribou forestier.

	Disponibilité			Utilisation		
	Nord	Milieu	Sud	Original	Loup	Caribou
Aires ouvertes	1,0	0,4	0,5	0,5	0,7	0,5
Étendues d'eau	3,1	1,5	1,7	0,9	5,4	2,6
Landes à arbustes	5,0	5,4	8,4	1,9	1,7	2,8
Landes à lichen	1,9	0,4	0,4	0,0	0,4	0,6
Forêts de conifères fermées	12,9	23,9	23,2	11,4	8,7	17,6
Forêts de conifères avec lichens	19,5	6,7	3,5	1,9	9,0	14,2
Forêts de conifères ouvertes	40,5	42,4	24,1	40,4	27,0	52,8
Forêts mixtes	14,5	16,7	35,5	23,8	7,2	4,8
Coupes forestières	0,4	1,5	1,3	8,1	15,6	0,8
Brûlis	1,2	0,6	1,2	11,1	23,5	3,3
Autres	0,0	0,1	0,0	0,0	0,5	0,0

Plusieurs études ont démontré que la ségrégation spatiale entre le caribou forestier et l'original diminuait le risque de mortalité du caribou (Peters et al., 2013; James et al., 2004). Le comportement de sélection des ressources (Johnson, 1980) peut mener à une certaine ségrégation spatiale entre les espèces due à des différences sur le plan des ressources disponibles entre les milieux (Chesson *et al.*, 2008). Cette stratégie de ségrégation des espèces peut devenir particulièrement efficace pour une espèce subissant une pression de prédation due à la compétition apparente. En effet, l'espèce étant la proie alternative peut créer un refuge spatial en modifiant son comportement de sélection d'habitat pour se distancer de l'espèce étant la proie principale (DeCesare et al., 2010). Par exemple, dans les récifs rocheux peu profonds de l'île de Santa Anita en Californie, plusieurs espèces de gastropodes mobiles (*Tegula aureotincta*, *T. eiseni* et *Astrea undosa*) et de moules sessiles (*Chama arcana*) partagent les mêmes prédateurs (Holt, 1977). Ceci engendre certaines différences dans l'utilisation de l'habitat ; les gastropodes utilisent les zones de galet où les prédateurs sont rares, s'éloignant ainsi de la proie principale, les moules, qui occupent plutôt les récifs de haute taille. L'hypothèse de la ségrégation spatiale chez le caribou suggère que l'utilisation de milieux pauvres en nutriments qui ne sont pas

privilégiés par l'orignal ni par son prédateur le loup, permet une séparation spatiale entre le caribou et l'orignal, diminuant ainsi la pression de prédation exercée sur le caribou (Seip, 1992; Bergerud *et al.*, 1987). Nos résultats supportent cette hypothèse en démontrant que les caribous évitent plus intensément les parcelles qui sont particulièrement privilégiées par les orignaux. Ceci pourrait indiquer que la sélection naturelle favorise les caribous forestiers qui se distancent des milieux où ils courent un risque plus élevé de croiser des orignaux, diminuant ainsi les risques de prédation par le loup.

Comprendre les interactions complexes au niveau des réseaux trophiques permet de développer des mesures de conservation efficaces visant à restaurer et protéger des écosystèmes malgré les activités humaines. Nous avons démontré qu'il est important de tenir compte des gradients géographiques lors de l'élaboration de plans d'aménagement sur de grands territoires. En effet, la contribution de la coupe forestière à la compétition apparente affectant le caribou forestier est influencée par un gradient latitudinal. Beaucoup des connaissances scientifiques modernes sur les structures et le fonctionnement des écosystèmes dérivent d'études effectuées sur de petits territoires et qui supposent que le climat est constant et qu'il n'y a pas ou très peu de variabilité spatiale (Gosz, 1992). Les plans d'aménagement établis en considérant ce savoir scientifique sont donc spécifiques à de petites régions et à certaines populations. Ces plans d'aménagement peuvent se révéler obsolètes s'ils ne tiennent pas compte de la plasticité possible dans la réaction comportementale des espèces à travers des gradients géographiques, comme démontré dans notre étude. Des plans d'aménagement basés sur des études conduites sur de grands territoires peuvent aussi être moins efficaces si ces plans sont développés grâce à la réaction moyenne de plusieurs populations. Par exemple, le seuil de perturbation (incluant coupes forestières, chemins et autres structures anthropiques) de 35 % permettant la subsistance du caribou forestier (c.-à-d., 60% des chances de la population ne décline pas) a été suggéré par une étude faite sur plusieurs populations réparties à travers la forêt boréale canadienne (e.g. Environnement Canada, 2011). Nos résultats démontrent que ce seuil de perturbation pourrait être trop élevé dans les régions plus au sud de la forêt boréale où la contribution de la coupe forestière à la compétition apparente affectant le caribou forestier est plus élevée. De ce fait, il existe un risque qu'un plan de rétablissement unique appliqué sur de grands secteurs soit trop permissif pour protéger adéquatement les populations au sud de la

location médiane des populations étudiées. Les gradients géographiques pourraient y avoir de forts impacts sur les menaces affectant les espèces vulnérables, comme démontré dans notre étude. Comprendre la dynamique, la structure et la fonction des écosystèmes le long de gradients géographiques devrait augmenter notre capacité à gérer ces écosystèmes.

Perspectives

Cette étude permet de mieux comprendre les conséquences de la coupe forestière en forêt boréale non seulement au niveau des peuplements, mais aussi sur le comportement des grands mammifères. Nous avons démontré qu'un gradient latitudinal affectait l'enfeuillage des parterres de coupe et que ces différences rencontrées au sein des peuplements faisaient varier la contribution de la coupe forestière au potentiel de compétition apparente affectant le caribou forestier en modifiant la sélection des parterres de coupe par l'orignal et le loup. Il serait intéressant d'évaluer si le potentiel de compétition apparente plus élevé au sud qu'au nord selon les résultats de notre étude se traduit effectivement en un risque de mortalité plus élevé pour les caribous au sud. Étant donné que des perturbations naturelles comme le feu peuvent aussi rajeunir les forêts et attirer les orignaux ainsi que les loups, il serait intéressant d'évaluer s'il y a présence d'un gradient latitudinal dans l'enfeuillage des parterres brûlés. Finalement, plusieurs autres variables environnementales pourraient influencer l'enfeuillage des parterres, par exemple les variations climatiques (p. ex., précipitations) attribuables aux oscillations nord-atlantiques (NAO) ou même les conditions édaphiques, et il serait intéressant d'étudier leurs éventuels impacts additionnels sur l'enfeuillage pour pouvoir mieux prédire les conséquences de la coupe forestière sur les peuplements forestiers.

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- APPS, C., MCLELLAN, B., KINLEY, A., SERROUYA, R., SEIP, D. & WITTMER, H. 2013. Spatial factors related to mortality and population decline of endangered mountain caribou. *Journal of Wildlife Management*, 77, 7, 1409-1419.
- BASILLE, M., FORTIN, D., DUSSAULT, C., OUELLET, J. P. & COURTOIS, R. 2012. Ecologically based definition of seasons clarifies predator-prey interactions. *Ecography*, 36, 2, 001-010.
- BATES, D., MAECHLER, M. & BOLKER, B. 2012. *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and Eigen* [En ligne]. Disponible: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4%5D>.
- BEAUCHESNE, D., JAEGER, J. & ST-LAURENT, M.-H. 2013. Disentangling woodland caribou movements in response to clearcuts and roads across temporal scales. *PLoS one*, 8, 11.
- BERGERUD, A. & PAGE, R. 1987. Displacement and dispersion of parturient caribou at calving as antipredator tactics. *Canadian Journal of Zoology*, 65, 7, 1597-1606.
- BERGERUD, A. T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *Journal of Wildlife Management*, 38, 4, 757-770.
- BERGERUD, A. T. & ELLIOT, J. P. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 64, 7, 1515-1529.
- BJØRNERAAS, K., SOLBERG, E. J., HERFINDAL, I., MOORTER, B., ROLANDSEN, C., TREMBLAY, J.-P., SKARPE, C., SÆTHER, B., ERIKSEN, R. & ASTRUP, R. 2011. Moose (*Alces alces*) habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife Biology*, 17, 1, 44-54.
- BOAN, J. J., MCLAREN, B. E. & MALCOLM, J. R. 2011. Influence of post-harvest silviculture on understory vegetation: Implications for forage in a multi-ungulate system. *Forest Ecology and Management*, 262, 9, 1704-1712.
- BOUCHER, Y., ARSENEAULT, D., SIROIS, L. & BLAIS, L. 2009. Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. *Landscape Ecology*, 24, 2, 171-184.
- BOWMAN, J., RAY, J. C., MAGOUN, A. J., JOHNSON, D. S. & DAWSON, F. N. 2010. Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, 88, 5, 454-467.
- BOYCE, M., VERNIER, P., NIELSEN, S. E. & SCHMIEGELOW, F. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*, 157, 2, 281-300.
- BRYANT, A. & PAGE, R. 2005. Timing and causes of mortality in the endangered Vancouver Island marmot (*Marmota vancouverensis*). *Canadian Journal of Zoology*, 83, 5, 674-682.
- BURGMAN, M. & FOX, J. 2003. Bias in species range estimates from minimum convex polygons: implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation*, 6, 1, 19-28.
- CHAPIN III, F. S., ZAVALA, E. S., EVINER, V. T., NAYLOR, R. L., VITOUSEK, P. M., REYNOLDS, H. L., HOOPER, D. U., LAVOREL, S., SALA, O. E. & HOBBIIE, S. E. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 6783, 234-242.

- CHESSON, P. & KUANG, J. 2008. The interaction between predation and competition. *Nature*, 456, **7219**, 235-238.
- COHEN, J., COHEN, P., WEST, S. & AIKEN, L. 2013. *Applied multiple regression/correlation analysis for the behavioral sciences*, Routledge.
- CONNELL, J. & ORIAS, E. 1964. The ecological regulation of species diversity. *American Naturalist*, 98, **903**, 399-414.
- CONWAY, C. & MARTIN, T. 2000. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*, 54, **2**, 670-685.
- COSEWIC. 2011. *Canadian species at risk* [En ligne]. Disponible: http://www.cosewic.gc.ca/fra/sct1/SearchResult_f.cfm?commonName=&scienceName=rangifer+tarandus&Submit=Soumettre [Consulté le 22/11/2012].
- COURBIN, N. 2013. *Interactions entre le loup gris, le caribou forestier et l'original en forêt boréale aménagée*. Université Laval.
- COURBIN, N., FORTIN, D., DUSSAULT, C. & COURTOIS, R. 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology*, 24, **10**, 1375-1388.
- COURTOIS, R., DUSSAULT, C., POTVIN, F. & DAIGLE, G. 2002. Habitat selection by moose (*Alces alces*) in clear-cut landscapes. *Alces*, 38, 177-192.
- COURTOIS, R., GINGRAS, A., FORTIN, D., SEBBANE, A., ROCHETTE, B. & BRETON, L. 2008. Demographic and behavioural response of woodland caribou to forest harvesting. *Canadian Journal of Forest Research*, 38, **11**, 2837-2849.
- COURTOIS, R., OUELLET, J. P., BRETON, L., GINGRAS, A. & DUSSAULT, C. 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience*, 14, **4**, 491-498.
- COURTOIS, R., OUELLET, J. P. & GAGNÉ, B. 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces Alces*) in early winter. *Alces*, 34, **1**, 201-211.
- COURTOIS, R., OUELLET, J. P., GINGRAS, A., DUSSAULT, C., BRETON, L. & MALTAIS, J. 2003. Historical changes and current distribution of caribou (*Rangifer Tarandus*) in Quebec. *The Canadian Field-Naturalist*, 117, **3**, 400-414.
- CRÊTE, M. 1977. Importance de la coupe forestière sur l'habitat hivernal de l'original dans le sud-ouest du Québec. *Canadian Journal of Forest Research*, 7, **2**, 241-257.
- CRÊTE, M. & COURTOIS, R. 1997. Limiting factors might obscure population regulation of moose (Cervidae: *Alces alces*) in unproductive boreal forests. *Journal of Zoology*, 242, **4**, 765-781.
- DECESARE, N., HEBBLEWHITE, M., ROBINSON, H. & MUSIANI, M. 2010. Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. *Animal Conservation*, 13, **4**, 353-362.
- DOU, H., JIANG, G., STOTT, P. & PIAO, R. 2013. Climate change impacts population dynamics and distribution shift of moose (*Alces alces*) in Heilongjiang Province of China. *Ecological Research*, 28, **4**, 1-8.
- DULVY, N., FRECKLETON, R. & POLUNIN, N. 2004. Coral reef cascades and the indirect effects of predator removal by exploitation. *Ecology letters*, 7, **5**, 410-416.
- DUSSART, E. & PAYETTE, S. 2002. Ecological impact of clear-cutting on black spruce-moss forests in southern Québec. *Ecoscience*, 9, **4**, 533-543.
- DUSSAULT, C., PINARD, V., OUELLET, J. P., COURTOIS, R. & FORTIN, D. 2012. Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou: fitness-

- rewarding or maladaptive behaviour? *Proceedings of Biological Sciences*, 279, 1746, 4481-4488.
- DYER, S., O'NEILL, J., WASEL, S. & BOUTIN, S. 2001. Avoidance of industrial development by woodland caribou. *Journal of Wildlife Management*, 65, 3, 531-542.
- ELSON, L., SIMON, N. & KNEESHAW, D. 2007. Regeneration differences between fire and clearcut logging in southeastern Labrador: a multiple spatial scale analysis. *Canadian Journal of Forest Research*, 37, 2, 473-480.
- ENVIRONNEMENT CANADA 2011. Évaluation scientifique aux fins de la désignation de l'habitat essentiel de la population boréale du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) au Canada; Mise à jour 2011.
- ENVIRONNEMENT CANADA. 2014. *La météo au Canada* [En ligne]. Disponible: http://meteo.gc.ca/canada_f.html [Consulté le 2014-01-26].
- FAILLE, G., DUSSAULT, C., OUELLET, J. P., FORTIN, D., COURTOIS, R., ST-LAURENT, M. H. & DUSSAULT, C. 2010. Range fidelity: The missing link between caribou decline and habitat alteration? *Biological Conservation*, 143, 11, 2840-2850.
- FORTIN, D., COURTOIS, R., ETCHEVERRY, P., DUSSAULT, C. & GINGRAS, A. 2008. Winter selection of landscapes by woodland caribou: behavioural response to geographical gradients in habitat attributes. *Journal of Applied Ecology*, 45, 5, 1392-1400.
- GILLIES, C., HEBBLEWHITE, M., NIELSEN, S., KRAWCHUK, M., ALDRIDGE, C., FRAIR, J., SAHER, J., STEVENS, C. & JERDE, C. 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology*, 75, 4, 887-898.
- GINGRAS, A., AUDY, A. & COURTOIS, R. 1989. Inventaire aérien de l'original dans la zone de chasse 19 à l'hiver 1987-1988. *Ministère du Loisir de la Chasse et de la Pêche*.
- GIROUX, J. F. & BERGERON, R. 1996. Spring diets of sympatric greater snow geese and Canada geese in southern Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 5, 950-953.
- GOSZ, J. 1992. Gradient analysis of ecological change in time and space: implications for forest management. *Ecological Applications*, 2, 3, 248-261.
- HANSKI, I., HENTTONEN, H., KORPIMÄKI, E., OKSANEN, L. & TURCHIN, P. 2001. Small-rodent dynamics and predation. *Ecology*, 82, 6, 1505-1520.
- HART, S. A. & CHEN, H. Y. H. 2008. Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecological Monographs*, 78, 1, 123-140.
- HEBBLEWHITE, M. & MERRILL, E. 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology*, 45, 3, 834-844.
- HEBBLEWHITE, M., WHITE, C., NIETVELT, C., MCKENZIE, J., HURD, T., FRYXELL, J., BAYLEY, S. & PAQUET, P. 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology*, 86, 8, 2135-2144.
- HÉBERT, I. & WELADJI, R. 2013. The use of coniferous forests and cutovers by Newfoundland woodland caribou. *Forest Ecology and Management*, 291, 318-325.

- HERVIEUX, D., HEBBLEWHITE, M., DECESARE, N., RUSSELL, M., SMITH, K., ROBERTSON, S. & BOUTIN, S. 2013. Widespread declines in woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) continue in Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 91, 12, 872-882.
- HINS, C., OUELLET, J. P., DUSSAULT, C. & ST-LAURENT, M.-H. 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: Evidence of a landscape configuration effect. *Forest Ecology and Management*, 257, 2, 636-643.
- HOLT, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical population biology*, 12, 2, 197-229.
- HOLT, R. D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist*, 124, 3, 377-406.
- HOLT, R. D. & LAWTON, J. H. 1993. Apparent competition and enemy-free space in insect host-parasitoid communities. *American Naturalist*, 142, 4, 623-645.
- HUANG, J., TARDIF, J., BERGERON, Y., DENNELER, B., BERNINGER, F. & GIRARDIN, M. 2010. Radial growth response of four dominant boreal tree species to climate along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Global Change Biology*, 16, 2, 711-731.
- HUETE, A., DIDAN, K., MIURA, T., RODRIGUEZ, E. P., GAO, X. & FERREIRA, L. G. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment*, 83, 1, 195-213.
- IUCN. 2011. *The IUCN Red list of Threatened Species* [En ligne]. Disponible: <http://www.iucnredlist.org/details/15955/0> [Consulté le 10/11/2012].
- JAMES, A. R., BOUTIN, S., HEBERT, D. M., RIPPIN, A. B. & WHITE, J. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management*, 68, 4, 799-809.
- JAMES, A. R. C. & STUART-SMITH, A. K. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management*, 64, 1, 154-159.
- JEANNE, R. L. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology*, 60, 6, 1211-1224.
- JOBIDON, R. 1994. *Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec: revue de littérature*.
- JOHNSON, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61, 1, 65-71.
- JOLY, D. O. & PATTERSON, B. R. 2003. Use of selection indices to model the functional response of predators. *Ecology*, 84, 6, 1635-1639.
- KULESZA, G. 1990. An analysis of clutch-size in New World passerine birds. *Ibis*, 132, 3, 407-422.
- LAPOINTE-GARANT, M. P., HUANG, J. G., GEA-IZQUIERDO, G., RAULIER, F., BERNIER, P. & BERNINGER, F. 2010. Use of tree rings to study the effect of climate change on trembling aspen in Quebec. *Global Change Biology*, 16, 7, 2039-2051.
- LAQUERRE, S., LEDUC, A. & HARVEY, B. D. 2009. Augmentation du couvert en peuplier faux-tremble dans les pessières noires du nord-ouest du Québec après coupe totale. *Écoscience*, 16, 4, 483-491.

- LATHAM, A. D. M., LATHAM, M. C., KNOPFF, K. H., HEBBLEWHITE, M. & BOUTIN, S. 2013. Wolves, white-tailed deer, and beaver: implications of seasonal prey switching for woodland caribou declines. *Ecography*, 36, 12, 1276-1290.
- MANLY, B., MCDONALD, L., THOMAS, D., MCDONALD, T. & ERICKSON, W. 2002. Resource selection by animals: statistical analysis and design for field studies. *Kluwer: Boston, MA*.
- MANSSON, J., BUNNEFELD, N., ANDREN, H. & ERICSSON, G. 2012. Spatial and temporal predictions of moose winter distribution. *Oecologia*, 170, 2, 411-419.
- MCRAE, D., DUCHESNE, L., FREEDMAN, B., LYNHAM, T. & WOODLEY, S. 2001. Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environmental Reviews*, 9, 4, 223-260.
- MELIS, C., JĘDRZEJEWSKA, B., APOLLONIO, M., BARTOŃ, K. A., JĘDRZEJEWSKI, W., LINNELL, J. D., KOJOLA, I., KUSAK, J., ADAMIC, M. & CIUTI, S. 2009. Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, (*Capreolus capreolus*) population density across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 6, 724-734.
- MESSIER, F. 1985. Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. *Canadian Journal of Zoology*, 63, 5, 1068-1077.
- MESSIER, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. *Ecology*, 75, 2, 478-488.
- MRNF. 2005. *Liste des espèces désignées menacées ou vulnérables au Québec* [En ligne]. Disponible: <http://www3.mrnf.gouv.qc.ca/faune/especes/menacees/liste.asp> [Consulté le 18/11/2012].
- NEUFELD, L. M. 2006. *Spatial dynamics of wolves and woodland caribou in an industrial forest landscape in west-central Alberta*. University of Alberta.
- OBE, R. & HSU, L. S. 2011. PostGIS in action. *Manning Publications*. Stanford, CT, USA.
- PEEK, J. 1974. A review of moose food habits studies in North America. *Naturaliste Canadien*, 101, 1-2, 195-215.
- PETERS, W., HEBBLEWHITE, M., DECESARE, N., CAGNACCI, F. & MUSIANI, M. 2013. Resource separation analysis with moose indicates threats to caribou in human altered landscapes. *Ecography*, 36, 4, 487-498.
- PIMM, S. L. & RAVEN, P. 2000. Biodiversity: extinction by numbers. *Nature*, 403, 6772, 843-845.
- POTVIN, F., BRETON, L. & COURTOIS, R. 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 1, 151-160.
- POTVIN, F. & COURTOIS, R. 2004. Winter presence of moose in clear-cut black spruce landscapes: related to spatial pattern or to vegetation. *Alces*, 40, 61-70.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM 2010. R: a language and environment for Statistical Computing. Vienna.
- REICH, P. B., BAKKEN, P., CARLSON, D., FRELICH, L. E., FRIEDMAN, S. K. & GRIGAL, D. F. 2001. Influence of logging, fire, and forest type on biodiversity and productivity in southern boreal forests. *Ecology*, 82, 10, 2731-2748.
- RESSOURCES NATURELLES CANADA 2000. Service canadien des forêts - Centre de foresterie des Laurentides (RNCAN), 2006. Cartographie intermédiaire en 52 classes

- de la couverture terrestre du Québec (CCTQ) réalisée dans le cadre du projet Observation de la Terre pour le développement durable des forêts (OTTD) à partir des images Landsat ca. 2000. La couverture terrestre au nord de la limite terrestre des forêts fut complétée dans le cadre d'un partenariat avec le MDDEP.
- RETTIE, W. J. & MESSIER, F. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23, 4, 466-478.
- ROBINSON, H. S., WIELGUS, R. B. & GWILLIAM, J. C. 2002. Cougar predation and population growth of sympatric mule deer and white-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 3, 556-568.
- ROBINSON, W. D., ROBINSON, T. R., ROBINSON, S. K. & BRAWN, J. D. 2000. Nesting success of understory forest birds in central Panama. *Journal of Avian Biology*, 31, 2, 151-164.
- ROEMER, G. W., COONAN, T. J., GARCELON, D. K., BASCOMPTE, J. & LAUGHRIN, L. 2001. Feral pigs facilitate hyperpredation by golden eagles and indirectly cause the decline of the island fox. *Animal Conservation*, 4, 4, 307-318.
- ROMINGER, E. M., ROBBINS, C. T. & EVANS, M. A. 1996. Winter foraging ecology of woodland caribou in northeastern Washington. *Journal of Wildlife Management*, 60, 4, 719-728.
- ROSENZWEIG, M. L. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist*, 102, 923, 67-74.
- SAETHER, B.-E. 1985. Annual variation in carcass weight of Norwegian moose in relation to climate along a latitudinal gradient. *Journal of wildlife management*, 49, 4, 977-983.
- SALA, O. E., CHAPIN, F. S., ARMESTO, J. J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L. F., JACKSON, R. B. & KINZIG, A. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 5459, 1770-1774.
- SCHAEFER, J. A. 2003. Long-term range recession and the persistence of caribou in the Taiga. *Conservation Biology*, 17, 5, 1435-1439.
- SCHEMSKE, D. W., MITTELBACH, G. G., CORNELL, H. V., SOBEL, J. M. & ROY, K. 2009. Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? *Annual Review of Ecology Evolution, and Systematics*, 40, 245-269.
- SCHWARZ, G. 1978. Estimating the dimension of a model. *The Annals of Statistics*, 6, 2, 461-464.
- SEIDENSTICKER, J. 1986. Large carnivores and the consequences of habitat insularization: ecology and conservation of tigers in Indonesia and Bangladesh. *Symposium of the Zoological Society of London*, 65, 105-125.
- SEIP, D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 70, 8, 1494-1503.
- SERROUYA, R., MCLELLAN, B. N., BOUTIN, S., SEIP, D. R. & NIELSEN, S. E. 2011. Developing a population target for an overabundant ungulate for ecosystem restoration. *Journal of Applied Ecology*, 48, 4, 935-942.
- SINGH, N. J., BÖRGER, L., DETTKI, H., BUNNEFELD, N. & ERICSSON, G. 2012. From migration to nomadism: movement variability in a northern ungulate across its latitudinal range. *Ecological Applications*, 22, 7, 2007-2020.

- STOHLGREN, T. J., BARNETT, D., FLATHER, C., KARTESZ, J. & PETERJOHN, B. 2005. Plant species invasions along the latitudinal gradient in the United States. *Ecology*, 86, **9**, 2298-2309.
- TURCHIN, P. & HANSKI, I. 1997. An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. *American Naturalist*, 149, **5**, 842-874.
- VORS, L. S. & BOYCE, M. S. 2009. Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology*, 15, **11**, 2626-2633.
- VORS, L. S., SCHAEFER, J. A., POND, B. A., RODGERS, A. R. & PATTERSON, B. R. 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. *Journal of wildlife management*, 71, **4**, 1249-1256.
- WITTMER, H. U., MCLELLAN, B. N., SERROUYA, R. & APPS, C. D. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology*, 76, **3**, 568-79.
- WITTMER, H. U., SERROUYA, R., ELBROCH, L. M. & MARSHALL, A. J. 2013. Conservation strategies for species affected by apparent competition. *Conservation Biology*, 27, **2**, 254-260.